Rookmaaker
20. mei 1981.

MESTKEVERS IN PONYMEST IN HET RESERVAAT BARONIE CRANENDONCK EN EEN LITERATUUR-OVERZICHT VAN HET GENUS APHODIUS

juli - december 1980

L. C. Rookmaaker

Doctoraalscriptie voor
het bijvak Natuurbeheer
van de Landbouwhogeschool
te Wageningen, onderdeel
van de biologiestudie
aan de Rijksuniversiteit
te Utrecht

Rapport nr: LH/Nb nr 569

Rijksinstituut voor
Natuurbeheer
Leersum
Werkgroep Begrazing
Projectleider:
drs. P. Oosterveld

1981

INHOUD

Deel I. Verspreiding en ecologie van mestkevers in ponymest in Cranendonck.

Deel II. Overzicht van de literatuur over de ecologie van de mestkevers van het genus Aphodius (Coleoptera, Scarabaeidae).

+++

Deel I

Verspreiding en ecologie van mestkevers in ponymest in Cranendonck.

INLEIDING

Dit verslag bevat de resultaten van een inventariserend en ecologisch veldonderzoek over bepaalde mestkevers, verricht in het CRM-Reservaat Baronie Cranendonck in het uiterste zuidoosten van de provincie Noord-Brabant. Aan dit reservaat werd in 1972 een terrein van 100 ha toegevoegd bestaande uit een dennenbos, enkele akkers, en onontgonnen land met vooral struikheide. Om dit gebied te integreren in het aangrenzende reservaat werd hier een begrazingsbheer ingesteld, waardoor het vroeger bemeste akkerland verschraalt en de rechte kultuurlijnen een natuurlijker aanzien zullen krijgen. Het gehele toegevoegde deel van het reservaat is omheind en wordt gedurende het gehele jaar begraasd door een groep IJslandse pony's. Het aantal pony's in deze zogenaamde 'ponyren' is afgenomen van 24 in 1972 tot 8 aan het einde van 1980, parallel met de verschraling van de grond en de afnemende produktie van de vegetatie. De veranderingen in vooral de flora en fauna in de ponyren worden voortdurend bijgehouden door de Werkgroep Begrazing van het Rijksinstituut voor Natuurbeheer te Leersum (onder leiding van drs. P. Oosterveld).

De aanwezigheid van de pony's beinvloedt het milieu van het terrein op verscheidene manieren, o.a. door hun mest, die onregelmatig over het gebied verdeeld wordt. De mest heeft direkte gevolgen voor de vegetatie door het ontstaan van lokale verschillen in voedselrijkdom en door het afdekken van de planten. Daarnaast trekken de mesthopen ook een groot aantal verschillende organismen aan, zoals vliegen, aardwormen en mestkevers. De laatste groep omvat vele verschillende soorten die vrijwel altijd binnen de ruimtelijk afgebakende mesthopen blijven. Men mag verwachten dat de aanwezigheid van vooral deze mestkevers verschillende specifieke effekten op het milieu heeft, door hun graven en eten in de mesthoop en mogelijk door het transport van mestdeeltjes de grond in, waardoor o.a. de afbraak van de mest versneld zal worden. Er is naar deze rol van de mest bewonende kevers nog zeer weinig onderzoek gedaan en dat geldt met name voor de situatie in Nederland en die in ponymest.

Het veldwerk in de ponyren van het reservaat Baronie Cranendonck werd uitgevoerd in de periode juli - november 1980 steeds met tussenpozen van 2 weken die aan literatuuronderzoek besteed werden. De begeleiding was in handen van Piet Oosterveld. De beschikbare tijd was natuurlijk te beperkt om alle vragen over de mestkevers te onderzoeken. Daarom werd als eerste fase nagegaan welke soorten kevers in de ponymest in het reservaat aanwezig zijn, om vervolgens

nader in te gaan op hun ecologie en hun rol bij de verwerking en afbraak van de mest. Hierbij werd praktisch uitsluitend aandacht besteed aan de zogenaamde "echte mestkevers" van het geslacht Aphodius, omdat de verschillende soorten gewoonlijk zeer talrijk zijn en omdat ze relatief erg groot zijn. Deze mestkevers zullen daarom zeker wat biomassa betreft één van de belangrijkste faunacomponenten van de mestfauna uitmaken. Naast deze inventarisatie werd vooral geprobeerd te onderzoeken welke invloed het seizoen, de ouderdom van de mest en de biotoop hebben op de verspreiding van de mestkevers over het terrein en het aantal individuen per hoop.

MATERIAAL en METHODEN

Het terrein

De omheinde ponyren van 100 ha, onderdeel van het CRM-Reservaat Baronie Cranendonck, bevat drie terreintypen met onderscheiden vegetaties, die nader beschreven werden door van de Laar en Slim (1979). Elk type omvat ongeveer een derde gedeelte van het gebied:

- een naaldbos, met voornamelijk Pinus sylvestris, dat rond 1930 werd aangeplant;
- restanten heide en stuifzand;
- de voormalige landbouwgebieden, die door de vroegere bemesting een rijkere bodem hadden dan de andere delen.

Het gebied wordt begraasd door (tijdens de studie) 8 volwassen IJslandse ponyhengsten, waarvan de aktiviteiten en eetgewoonten gedurende twee dagen per maand nauwkeurig vastgelegd worden door leden van de Werkgroep Begrazing. Daarnaast leven er in het gebied grote aantallen konijnen. Er komen ook vele verschillende soorten vogels voor.

Het doorlopende onderzoek van de Werkgroep Begrazing naar de veranderingen in het terrein onder invloed van de begrazing door de pony's is vastgelegd in een groot aantal rapporten, waarvan een overzicht in 1979 werd samengesteld door P.A. Slim.

Ponymest

De pony's defaeceren enkele malen per dag. Elke ontlasting bestaat uit een klein aantal (minder dan 10) afzonderlijke keutels, die op een hoop vallen en meestal afzonderlijk kenbaar blijven. De mest is vrij droog en erg vezelig. De buitenste laag (ca.5 cm) van een mesthoop droogt gewoonlijk (niet bij regen) snel uit, terwijl de dieper gelegen delen van de hoop een paar dagen lang iets vochtiger blijven. De mest is geelbruin wanneer hij de pony verlaat, maar wordt binnen een paar minuten donkerbruin. Er vormt zich geen

duidelijke korst aan de buitenkant van de mesthoop.

De pony's hebben geen vaste plaatsen in het terrein waar ze zich ontlasten. Ze worden echter wel tot defaecatie gestimuleerd wanneer ze tijdens het grazen een oudere mesthoop tegenkomen. Ze ruiken daaraan, doen enkele stappen naar voren, en laten hun eigen bijdrage op die oudere mesthoop vallen. Op die manier ontstaan soms vrij grote verzamelingen van mesthopen. Tijdens het veldwerk werden alleen aparte mesthopen, die dus niet op oudere hopen gedeponeerd waren, onderzocht omdat alleen daarvan de omvang en ouderdom bekend was.

Determinaties

De mestkevers van de genera Aphodius en Ontophagus werden onder een binoculair gedetermineerd met behulp van de sleutels van Machatschke (1969). De Aphodiussoorten lijken erg op elkaar zodat het sorteren en determineren steeds een moeizaam en tijdrovend proces was. Er is een referentiekollektie van de aangetroffen soorten aangelegd, die is geplaatst in het R.I.N. te Leersum. De determinaties (met name van de referentiekollektie) van de Aphodiussoorten werden gekontröleerd door Drs. J. Krikken (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, afdeling Coleoptera), wiens interesse en hulp zeer op prijs wordt gesteld. De verzamelde kevertjes van het genus Cercyon werden gedetermineerd door J. Huijbregts, binnen een zo korte tijd, dat ik hem byzonder erkentelijk ben.

Methode van monsteren

De monsters mest bestonden uit hopen, die door de pony's op een bepaalde plaats en op een bepaald tijdstip waren achtergelaten. De ouderdom van de mest werd geacht de samenstelling van de fauna te beinvloeden. Derhalve heb ik op de eerste dag van elke veldwerk-periode steeds een groepje pony's gevolgd, totdat ze zich het benodigde aantal malen ontlast hadden. Die hopen werden dan in het veld gemarkeerd en (later in de studie) opgemeten. Na een wisselend aantal dagen werden dan de aanwezige kevers verzameld. In de eerste maand van het onderzoek (juli 1980) heb ik gedeelten van mesthopen gemonsterd in de hoop meer vergelijkingsmateriaal te verkrijgen - kleine monsters vereisen minder uitwerkingstijd dan grotere. Dit leek weinig bruikbare gegevens op te leveren voor een meer kwantitatieve analyse zodat later steeds (praktisch) gehele hopen bekeken werden, met als gevolg een kleiner aantal monsters. De grond onder de mesthopen werd nooit in het monster opgenomen.

Er zijn verscheidene manieren om de fauna in mest te verzamelen (zie 1.2 van deel II). In de praktijk heb ik slechts twee hiervan kunnen toepassen. De snelste methode is om de verzamelde mest in water te dompelen en de ontsnappende insekten met een zeef of een pincet op

te pakken. Hierbij moet de mest enkele malen doorgeroerd worden. Vooral de grotere mestkevers verlaten de mest zo snel mogelijk na aanraking met water. De tweede methode is om een mesthoop droog uit te pluizen en de insekten stuk voor stuk te verzamelen. Beide strategieën zijn bijzonder arbeidsintensief en nemen per hoop (monster) zeker een paar uur in beslag, afgezien van het latere uitsorteren van de vangst. Ik schat het rendement van de twee methoden ongeveer overeenkomstig, zodat ze kwantitatief vergelijkbaar zijn. Hoe hoog het percentage gevangen exemplaren was, kon niet direkt worden vastgesteld. In de meeste uitgewerkte mest bleef slechts een zeer beperkt aantal grotere mestkevers (Aphodius, Ontophagus) achter, zodat het rendement voor deze genera op minstens 90% gesteld kan worden. De kleinere, en aanzienlijk rappere mestkeversoorten zullen een dergelijk hoog percentage niet bereiken.

De genomen monsters

In totaal werden er tijdens de vijf perioden van onderzoek in Cranendonck 38 monsters van ponymest gemarkeerd. De opzet in het begin was om in elk van de drie algemene biotopen minstens 7 monsters te markeren en die te extraheren na 1,2,5,7 en 30 dagen (1 hoop werd ongemoeid gelaten om de desintegratie in de tijd te bezien, 1 hoop was reserve). Dit plan is in de verschillende stadia van het werk bijgesteld. Het bleek in de praktijk zeer moeilijk verse monsters in het bos te vinden omdat de pony's zich daar meestal zeer kortstondig ophouden. De uitwerking van de eerste resultaten deed vermoeden dat er in oudere ponymest nooit Aphodius mestkevers voorkwamen en dat het wenselijk was om komplete hopen te onderzoeken (zie het opmerkelijke verschil in het aantal gevangen kevers tussen monster 9 (een gehele hoop) en de andere juli monsters die uit delen van hopen bestonden - tabel 1). Daarom werd in de laatste maanden op de volgende manier gemonsterd: hopen van 1,2 en 3 dagen en één week ouderdom uit het bos (indien mogelijk) en uit het open gebied (d.w.z. de voormalige akker of het heide/stuifzand).

De hoeveelheid onderzochte mest per monster varieerde nogal omdat het in de praktijk niet mogelijk was om een bepaalde gewichtshoeveelheid te onderzoeken en toch alle aanwezige kevers, of een representatieve steekproef ervan, te vangen. In juli heb ik aan dat aspekt geen aandacht besteed, later heb ik geprobeerd een indikatie van de hoeveelheid mest te verkrijgen door de oppervlakte van de hoop in het veld op te meten of door het monster nat te wegen. Beide indikaties zijn slechts matig bruikbaar. De oppervlakte zegt weinig over de werkelijke hoeveelheid mest omdat de dikte van de hoop niet bekend is. Het gewicht is afhankelijk van de vochtigheidsgraad en dus van de ouderdom van de mest en van de neerslag.

De genomen monsters zijn opgesomd in een Bijlage bij deel I.

RESULTATEN

De direkte resultaten van het veldwerk zijn vermeld in tabellen 1 en 2. Tabel 1 toont het aantal gevangen exemplaren per soort gerangschikt naar maand, ouderdom van de mest, en macrohabitat. In tabel 2 zijn dezelfde gegevens voor de Aphodius- en Ontophagussoorten samenvattend weergegeven. Hoewel de gevangen kevers zoveel mogelijk tot op soortsniveau gedetermineerd werden, zijn de ecologische gegevens alleen wat Aphodius betreft hieronder nader uitgewerkt, zoals in de inleiding al werd aangegeven.

De soorten en hun talrijkheid.

Er werden tijdens het onderzoek (juli-november) in totaal 11 soorten Aphodius aangetroffen. Twee hiervan waren in de monsters zeldzaam: A. foetens kwam slechts in één monster (van juli) voor, en van A. coenosu werden slechts 4 exemplaren in 3 verschillende monsters (van juli en augustus) gevangen. Bepaald talrijk in de herfst was A. contaminatus en in iets mindere mate A. distinctus en A. prodromus. Het opmerkelijke verschil tussen het aantal mestkevers in een mesthoop tijdens de zomermaanden en dat tijdens de herfst, werd ook in voorafgaande jaren in het reservaat Cranendonck waargenomen door medewerkers van het R.I.N.

Naast de Aphodius soorten, leven er in de ponymest ook veel kortschildkevers (Staphylinidae) en kevers behorend tot de geslachten Ontophagus en Cercyon. De bolronde Cercyon kevertjes zijn erg klein en niet altijd even gemakkelijk te zien of te vangen. Ook omdat het onderzoek zich toespitste op de grotere mestkevers, zal dit waarschijnlijk de nogal aanzienlijke variatie tussen de monsters grotendeels kunnen verklaren. Er werden in totaal 8 soorten Cercyon verzameld.

Slechts enkele malen werden larven in de mest aangetroffen (zie tabel 1). Wanneer de aanwezigheid van larven verwacht zou mogen worden, d.w.z. bij mest van minimaal een week oud, werd vaak ook de grond onder de mesthoop op de aanwezigheid van larven onderzocht, evenmin met positief resultaat. Ook werden geregeld toevallig aangetroffen mesthopen, van varierende leeftijd, bekeken en ook daarin kwamen slechts bij uitzondering larven voor. Gedeeltelijk zou dit misschien te wijten kunnen zijn aan de tussenpozen tussen de veldwerkperioden, maar dat lijkt toch niet een afdoende verklaring.

Het aantal mestkevers in een bepaalde mesthoop wordt bepaald door vele faktoren, waaronder het seizoen, de ouderdom van de mest, de omgeving van de hoop, de weersgesteldheid, toeval e.a. Het huidige onderzoek was er met name op gericht de invloed van de twee eerstgenoemde faktoren te bepalen.

Tabel 1.
De mestkever fauna in ponymest in Cranendonck.

	JULI								AUGUSTUS					SEPTEMBER							OKTOBER		
Monster nummer	1	8	9	3	8	3	4	2	13	20	12	18	14	25	29	24	27	30	26	22	31	32	33
Ouderdom (dagen)	1	1	1	2	2	5	5	7	1	1	1	2	30	1	1	1	2	3	8	8	1	2	3
Habitat'	A	S	S	A	S	A	A	A	B	S	B	S	S	A	A	B	A	S	A	B	A	B	A
Aphodius, alle soorten	14	2	179	17	0	0	0	0	0	124	2	12	0	963	1026	7	557	405	0	0	996	442	153
A. rufipes	—	—	10	—	—	—	—	—	—	3	1	2	—	4	—	—	—	—	—	—	1	—	—
A. distinctus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	15	—	6	1	—	—	15	154	51
A. contaminatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	950	1000	7	550	396	—	—	850	190	63
A. prodromus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	—	94	81	22
A. sphacelatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	35	17	17
A. coenosus	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. fimetarius	5	—	15	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
A. foetens	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. scybalarius	2	—	115	1	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. sordidus	—	1	—	—	—	—	—	—	—	40	—	5	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—
A. rufus	5	1	32	15	—	—	—	—	—	78	1	2	—	2	8	—	—	1	—	—	—	—	—
larven	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	1	11	—	—	—
Ontophagus similis	5	11	29	—	2	—	—	—	17	30	150	30	—	31	8	—	12	4	—	—	6	1	—
Sphaeridium bipostulatum	—	—	17	—	—	—	—	—	—	—	—	13	—	5	—	—	1	9	—	—	—	—	—
Staphylinidae	57	17	450	12	18	7	14	7	2	230	6	82	—	83	141	117	21	106	3	103	86	283	188
Cercyon, alle soorten	—	—	238	—	—	—	—	—	—	373	4	57	—	123	32	10	40	350	7	58	12	25	20
C. melanocephalus	—	—	155	—	—	—	—	—	—	67	3	14	—	61	9	—	21	35	—	—	8	7	7
C. pygmaeus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	245	—	8	—	44	16	9	15	146	3	56	2	3	8
C. atomarius	—	—	74	—	—	—	—	—	—	6	—	3	—	3	—	—	—	9	—	—	1	1	—
C. haemorrhoidalis	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	1	3
C. lateralis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	1	1	—	—	5	—	—	1	12	—
C. quisquilius	—	—	6	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	5	—	1	147	4	—	—	1	2
C. atricapillus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. terminatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cryptopleurum minutum	—	—	3	—	—	—	—	—	—	48	1	31	—	6	1	—	3	1	—	—	—	—	—
Histeridae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—

'. A= Voormalige akker
S= Heide/stuifzand
B= Dennebos

Tabel 2. Geselekteerde gegevens over het voorkomen van Aphodius en Ontophagus in ponymest op Cranendonck: de maanden waarin ze werden aangetroffen (juli - november 1980), het habitat (akker - A, heide/stuifzand - S, dennebos - B), en de ouderdom van de mest in dagen.

	seizoen	habitat	ouderdom mest
Aphodius rufipes	juli - oktober	A, S, B	1, 2
A. distinctus	september-oktober	A, S	1, 2, 3
A. contaminatus	september-oktober	A, S, B	1, 2, 3
A. prodromus	september-oktober	A, S	1, 2, 3
A. sphacelatus	september-oktober	A, S	1, 2, 3
A. coenosus	juli-augustus	A, S	1, 2
A. fimetarius	juli-september	A, S	1, 2
A. foetens	juli	S	1
A. scybalarius	juli-augustus	A, S	1, 2
A. sordidus	juli-oktober	A, S	1, 2
A. rufus	juli-september	A, S, B	1, 2
Ontophagus similis	juli-oktober	A, S, B	1, 2, 3

Het seizoen.

De meeste mestkeversoorten komen slechts in een beperkt gedeelte van het jaar als adult voor, zoals direkt blijkt uit tabel 2. Wat de tweede helft van het jaar betreft, kunnen de 11 in Cranendonck gevangen Aphodiussoorten ruwweg in drie groepen ingedeeld worden.

1. zomersoorten, die in juli en augustus als adult voorkomen: A. coenosus, A. foetens en A.scybalarius; en mogelijk (soorten met een gereduceerd aantal individuen na augustus) A. fimetarius en A. rufus.
2. herfstsoorten, die in september en oktober als adult voorkomen: A. distinctus, A. contaminatus, A. prodromus en A. sphacelatus.
3. soorten die alle maanden als adult voorkomen: A. rufipes en A. sordidus.

Het moet bedacht worden dat het in het begin van november 1980 uitzonderlijk koud was (nachtvorst, harde wind). Alle ponymest werd toen zeer snel hard en was na een nacht geheel bevroren en zonder dierlijk leven. Waarschijnlijk zouden sommige soorten bij warmer weer nog tot later in het jaar aktief gebleven zijn.

In de herfst was het aantal individuen van Aphodius mestkevers dat in een mesthoop werd aangetroffen, veel groter dan in de zomermaanden. De mesthopen in september en oktober krioelden werkelijk van de kevers. In dit jaargetijde werden er ook overdag kevers vliegend waargenomen wat in de voorafgaande maanden niet werd opgemerkt.

Ouderdom van de mest.

De mesthopen werden gewoonlijk tijdens de eerste 24 uur bevolkt door de mestkevers. In het algemeen neemt het aantal Aphodius kevers in de monsters geleidelijk af bij toenemende ouderdom van de mest. Er waren meestal na 1 dag meer exemplaren van een bepaalde soort aanwezig dan na 2 dagen, en na 2 dagen meer dan na 3 dagen. De in oktober genomen monsters geven deze trend duidelijk weer, en tonen tegelijk ook dat sommige soorten van dit algemene patroon afwijken, als volgt:

A. contaminatus neemt in 3 dagen af van 850 via 190 naar 63 exemplaren per hoop, dus geheel volgens bovenstaande verwachting.

A. prodromus neemt in de 3 dagen af van 94 via 81 naar 22 exemplaren; hij handhaaft dus zijn aantal gedurende de eerste twee dagen en neemt dan pas in aantal af.

A. distinctus werd na 1 dag vertegenwoordigd door 15 exemplaren, na 2 dagen door 154 en na 3 dagen door 51 exemplaren. Deze soort immigreert dus met name tijdens de 2e nacht na ontstaan van de mest.

Tabel 3. Gemiddeld aantal kevers per mesthoop van een bepaalde ouderdom (alle biotopen tezamen), gerangschikt per maand. (Een liggend streepje – betekent: geen gegevens.)

	1 dag	2 dagen	3 dagen (ouderdom mesthoop)
JULI			
Aphodius	75,7	85	–
Ontophagus	257	6	–
Cercyon	238	0	–
Staphilinidae	111	57	–
AUGUSTUS			
Aphodius	63	12	–
Ontophagus	65,7	30	–
Cercyon	188,5	57	–
Staphilinidae	79,3	82	–
SEPTEMBER			
Aphodius	665,3	557	405
Ontophagus	19,5	12	4
Cercyon	55	40	350
Staphilinidae	113,7	21	106
OKTOBER			
Aphodius	996	442	153
Ontophagus	6	1	0
Cercyon	12	25	20
Staphilinidae	86	293	188

Na de 3e dag neemt het aantal Aphodius mestkevers zeer snel tot het nulpunt af. Geen van de oudere monsters bevatten nog Aphodius (of Ontophagus) kevers.

Aphodius vertoont dus in ponymest gewoonlijk een snelle immigratie en een vrij vlotte emigratie. Om te zien hoe dit patroon is bij de andere in de mest aangetroffen kevergroepen, werd het gemiddelde aantal kevers van een bepaalde groep per meshoop berekend in afhankelijkheid van de ouderdom van de mest (tabel 3). Ontophagus toont duidelijk hetzelfde beeld als Aphodius, dus een afnemend aantal van de 1e tot de 3e dag. De Cercyon kevertjes komen in de zomer eveneens talrijker voor op de 1e dag dan op de 2e dag. In de herfst verandert dit en is er geen afname gedurende de eerste drie dagen van de successie. In de maand september werden deze kevers ook na 8 dagen nog in de mest gevangen. De kortschildkevers komen in hun gedrag ongeveer overeen met Cercyon, en waren in september eveneens nog aanwezig in oudere mest.

Macrohabitat.

Het aantal monsters uit het dennebos (nos. 12, 22, 24) is erg gering. Dit houdt verband met het gedrag van de pony's, die zich slechts incidenteel in het bos ophouden. Overdag lopen ze er meestal snel doorheen, en het is daarom moeilijk op het juiste moment op kleine afstand aanwezig te zijn. In het bos wordt de mest vaak op of dichtbij bestaande hopen gelegd, zodat de individuele hopen vaak niet onderscheidbaar zijn. Wat Aphodius betreft zijn deze bosmonsters veel armer aan soorten dan vergelijkbare monsters uit open gebieden, terwijl ook het aantal individuen erg klein is. Er werden in het bos slechts drie soorten verzameld: A. rufipes, A. rufus en A. contaminatus. Het materiaal is echter niet voldoende om te konkluderen dat de afwezigheid van de overige soorten in de bossen verband zou houden met hun voorkeur voor open gebieden of afkeer van de bossen onder de in Gerendonck aanwezige omstandigheden.

In september nam het aantal kevers van Cercyon en van de Staphylinidae in de bosmonsters niet af van de 1e dag (monster 24) tot de 8e dag (monster 22). In het eveneens 8 dagen oude monster 26 van een voormalige akker was het aantal kevers van deze groepen echter al wel zeer klein geworden. Dit zal voornamelijk samenhangen met de blijvende vochtigheid van de mest omdat in het beschutte bos de verdamping gering is.

Het verschil tussen monsters van de voormalige akkers en het heide/stuifzand gebied is onduidelijk. Een onderscheid zou te maken moeten hebben met de bodemgesteldheid of de omringende vegetatie,

omdat de weersomstandigheden in beide gebieden hetzelfde zijn. Geen der waargenomen Aphodiussoorten vertoonde een duidelijke voorkeur voor één van beide typen terreinen. De Cercyonsoorten kwamen vooral in de stuifzandgebieden in grote aantallen voor. Alle monsters met meer dan 200 kevers van dit genus kwamen uit dit terreintype. Voor deze kevers zou de ondergrond belangrijker kunnen zijn dan die voor Aphodius is.

Het weer.

Het weer zou het immigratie- en emigratieproces kunnen beinvloeden. Regen bijvoorbeeld houdt de mest langer vochtig zodat hij langer bewoonbaar blijft, en zeer harde wind maakt het gericht rondvliegen voor de kevers praktisch onmogelijk. In het begin van mijn tweede veldwerkperiode (20-21 augustus) was het erg guur weer met regenvlagen en storm. De monsters die op deze dagen gemarkeerd werden (nos.12-14) bleken zelfs na 24 uur geen of zeer weinig Aphodius mestkevers te bevatten. Er waren echter juist wel uitzonderlijk veel Ontophagus kevers aanwezig.

Aktiviteit van de kevers.

Er werden in juli en augustus nooit mestkevers overdag vliegend gezien. Omdat de mest op de morgen volgend op het ontstaan van de mest altijd bevolkt was door kevers, moet de immigratie in die maanden 's avonds of 's nachts plaatsvinden. Enkele malen heb ik laat in de middag een mesthoop van de morgen van dezelfde dag onderzocht. Deze hopen bleken in de genoemde maanden op dat moment nog niet bewoond te zijn door mestkevers. Ik heb ook nooit enig onderscheid kunnen vinden tussen hopen die 's morgens en die 's middags gedeponeerd werden.

In de herfst verandert de tijd van de vluchtaktiviteit. Op een zonnige middag in september of oktober kunnen in de buurt van een verse mesthoop vliegende mestkevers gezien worden. De hopen worden dan al vóór de eerste nacht bewoond. Het zal mogelijk bij donker te koud zijn voor de kevers om zich met sukses te verplaatsen. Dit vliegen overdag gaf de mogelijkheid het immigratieproces iets nauwkeuriger te observeren. Ik deed dit bijvoorbeeld bij een mesthoop (no.28) op een noordwestelijke akker op 23 september. Binnen sekonden na defecatie werd de mest aangevallen door dikke, zwarte vliegen, snel gevolgd door andere grotere en kleinere vliegen. Na ongeveer 10 minuten kwamen er al mestkevers aanvliegen, tegen de zachte wind in op een hoogte van tussen de 40 en 100 cm. De kevers vlogen tot ze zich in de buurt van de hoop bevonden en lieten zich dan plotseling op de grond vallen. Ze landden dan ofwel in het gras rondom de mest, of op de mest. Ze bleven dan een paar sekonden zonder beweging liggen en groeven zich zo snel mogelijk in de mesthoop in. De vegetatie was ter plaatse nogal dicht wat het moeilijk

maakte om de bewegingen van de kevers op de grond te volgen. Sommige zullen misschien de mest kruipend over de bodem bereikt hebben. Andere klommen naar de top van een grasspriet, bleven daar even zitten en vlogen dan opnieuw verder. Zodra de dieren tijdens het vliegen de mest gepasseerd waren, lieten ze zich onmiddelijk vallen zodat ze nooit ver van de hoop af neerkwamen. Dit aanvliegen bleef minstens anderhalf uur onverminderd doorgaan.

Afbraak van de mest.

Vanaf het oppervlakte is de feitelijke aktiviteit van de adulte kevers in de mest niet waarneembaar. Ze maken gangen, eten onderdelen van de mest en kruipen misschien heen en weer tussen de onderkant van de mesthoop en de onderliggende grond. Vooral in de herfst werden ook in de grond onder de mesthopen meestal grote aantallen mestkevers aangetroffen. In de zomer werd de vorm en het oppervlakte van de mesthoop niet veranderd door de aktiviteit van de kevers. Hoogstens was de bovenkant ruw van aanzien geworden vanwege de gegraven gangen. Dit veranderde drastisch in de herfst toen de aantallen mestkevers toenamen. De mesthopen werden toen omgevormd tot dikke plakken mest die de oorspronkelijke vorm niet meer weerspiegelden. De oppervlakte was na ongeveer 2 dagen ongeveer vlak geworden met een onregelmatig vlechtwerk van allerlei vezeltjes. Het geheel is dan zeer luchtig door het grote aantal gangen van de kevers. Bij de bovengenoemde hoop van 23 september was deze nieuwe vorm nog niet te zien op de 24e, maar pas op de 25e na 2 dagen.

De invloed van de mestkevers van de genera Aphodius en Ontophagus op de afbraak van de ponymest is tijdelijk omdat de dieren de hoop na 4-5 dagen verlaten hebben. De invloed van de larven kon niet bepaald worden. De meeste hopen die over een periode van 4 maanden regelmatig gekontroleerd werden, ondergingen na de eerste dagen nog slechts zeer weinig veranderingen wat de vorm of de grootte betreft. In een paar gevallen was er na een paar maanden gras door de mest heen gaan groeien. De vermelde mesthoop van 23 september was op 16 oktober verworden tot een losse, vezelige, egale hoop van ongeveer 10 cm dikte zonder tekenen van dierlijk leven (ook geen larven). De onderste laag van de mesthoop bevatte veel gras. Er waren ook geen tekenen van graafwerkzaamheden onder de hoop zichtbaar en ook was er weinig vermenging van mest en zand in de onderste delen van de mesthoop.

DISKUSSIE

De ecologische literatuur over het kevergenus Aphodius is samengevat in het tweede deel van dit verslag. Deze literatuur is om twee redenen slechts beperkt van toepassing op de in Cranendonck bestudeerde situatie. Op de eerste plaats is dit omdat er in Nederland nog geen (gepubliceerd) onderzoek verricht is naar de ecologie van deze mestkevers. Alleen hun taxonomie en hun Nederlandse verspreiding is tot op zekere hoogte uitgewerkt (Brakman 1966, Krikken 1978). Op de tweede plaats hebben bijna alle eerdere studies betrekking op koeiemest. De omstandigheden in een koeievlaai verschillen waarschijnlijk aanzienlijk van die in ponymest zodat de voor koeiemest gevonden resultaten over de ecologie en levensgeschiedenis van de mestkevers niet zonder meer ook voor andere typen mest gelden.

Er komen in Nederland 44 soorten Aphodius voor, waarvan er eerder 28 in de provincie Noord-Brabant werden verzameld (Brakman 1966). Van deze 44 soorten werden er 29 (66%) eerder gerapporteerd uit paardemest (ongeveer gelijk aan ponymest). De 11 door mij gevangen soorten waren alle reeds uit Noord-Brabant bekend en ook elders in paardemest waargenomen, met uitzondering van A. coenosus, die tot nu toe niet in dit type mest was gevonden. Het aantal soorten dat tijdens mijn onderzoek in Cranendonck werd gevangen lijkt nogal laag: 25% van de Nederlandse soorten en 37% van de uit paardemest bekende soorten. Aannemend dat alle aanwezige soorten ook inderdaad verzameld werden (hetgeen natuurlijk niet zeker is), moet de verklaring hiervoor vooral gezocht worden in het feit dat slechts gedurende de tweede helft van het jaar gemonsterd werd. Aphodius mestkevers hebben gewoonlijk slechts één generatie per jaar waarvan de adulten tijdens een beperkt aantal maanden aktief aanwezig zijn (White 1960). Het mag dan ook verwacht worden dat er in Cranendonck in de lente en vroege zomer soorten zullen voorkomen die later in het jaar niet gevonden worden.

Er zijn wat de verdeling van de soorten over het jaar betreft geen verrassingen opgemerkt vergeleken met de uit andere gebieden vermelde gegevens. A. foetens vond ik alleen in juli, terwijl hij in Zweden en Engeland ook in augustus en september is gezien (Landin 1961, Hanski 1980b). A. sordidus zou uitsluitend 's zomers aanwezig zijn (Landin 1961, Rainio 1966, Hanski & Koskela 1977), en diens late voorkomen in september en oktober (telkens 1 exemplaar) was nog niet eerder gezien, ook al zou het hier toevallig overlevende exemplaren kunnen betreffen.

Ponymest droogt in de zon erg snel uit en vormt geen duidelijke korst aan de buitenkant. Dit zal de lengte van het verblijf van de adulte mestkevers beinvloeden. De dieren bereikten hier hun

aantalspiek al na 1 dag en zijn na ongeveer 5 dagen allen verdwenen. Rainio (1966) vond hetzelfde beeld in paardemest, hoewel hij ook na 5, 8 en 12 dagen nog kleine aantallen kevers wag. Dit wijkt duidelijk af van de situatie in bijv. koeiemest, die veel natter is en blijft, waarin pas na een dag of 3 het maximumaantal wordt bereikt en waarin ook de afname veel geleidelijker en langzamer verloopt. Dit zal vooral veroorzaakt zijn door de verschillen in samenstelling en vochtigheid van de mesttypen en misschien zijdelings ook door een specifieke voorkeur voor bijvoorbeeld zeer natte of zeer droge mest. De relatief lage vochtigheid van ponymest zou misschien ook het praktisch ontbreken van eieren en larven kunnen verklaren. Het zou mogelijk zijn dat deze mest al snel te droog is om als voedsel voor larven te kunnen dienen. De mestkevers hebben (afhankelijk van de soort) 2 tot 6 weken nodig voor hun ontwikkeling van ei tot pop (Landin 1961). Het zou kunnen zijn dat de kwaliteit van ponymest voor de mestkevers te slecht wordt tijdens deze periode en dat daarom de dieren hun eieren bij voorkeur leggen in mest van andere herbivoren. Hetzelfde vermoeden werd geopperd door Madle (1934) en door Hafez (1939).

De biotoopkeuze is bij de verspreiding van de mestkevers ondergeschikt aan andere faktoren zoals het seizoen en de ouderdom van de mest (Hanski & Koskela 1977, 1979). Sommige soorten kunnen in alle biotopen met geschikte mest gevonden worden (eurytoop), andere prefereren één bepaald biotoop hoewel ze onder ongunstige omstandigheden kunnen uitwijken (oligotoop), terwijl een klein aantal soorten beperkt is tot schaduwrijke habitats (stenotoop) (Landin 1961). Deze indeling is gebaseerd op experimenten en waarnemingen die open gebieden vergeleken met bossen of andere beschaduwde terreinen. Alle in Cranendonck gevangen soorten worden door Landin (1961) en Rainio (1966) geklassificeerd onder de eurytope soorten. Mijn bemonstering in het bos was te beperkt om de afwezigheid van de meeste soorten in deze monsters te benadrukken. Dit zou even goed door toeval verklaard kunnen worden dan door een werkelijke afkeer van mest in de schaduw.

Het aantal mestkevers was in de herfst veel groter dan in de zomer. Alle eerder waargenomen zog. "massavluchten" van <u>Aphodius</u> vonden plaats in de vroege lente of in de late herfst (Williams et al. 1956, Heise 1972, Roer 1968). Ze zullen daarom wel een zekere relatie hebben met de winterslaap. Het lijkt er echter op dat de (sommige?) soorten die in de herfst leven altijd in veel groter aantal aanwezig zijn dan de 's zomers levende soorten. Dit zal mogelijk te maken hebben met verschillen in sterftecijfer tijdens de winter of met verschillende omstandigheden tijdens de ontwikkeling van de dieren.

De afbraak of desintegratie van de mesthopen wordt zeker bespoedigd door de aanwezigheid van mestkevers, zowel door hun eigen graaf- en eetwerkzaamheden als door het bereikbaar maken van de mest voor andere organismen. Deze invloed is moeilijk te kwantificeren omdat de afbraaksnelheid zeer afhankelijk is van wisselende faktoren zoals de tijd van het jaar en het weer (Merritt & Anderson 1977, Castle & MacDaid 1972). Hoe groter het aantal mestkevers en hoe langer hun verblijf, des te sneller verloopt de afbraak. In Cranendonck zullen daarom de 's zomers en 's winters gedeponeerde mesthopen (waarin relatief weinig mestkevers voorkomen) veel langzamer uit het terrein verdwijnen dan de hopen uit de herfst. De laatste worden meestal zodanig door de kevers bewerkt dat ze door de werking van regen en wind snel uiteenvallen en verspreid worden.

Samenvatting

De mestkevers van het geslacht Aphodius vormen een belangrijk onderdeel van de mestfauna, omdat ze groot zijn vergeleken met de andere dieren in de mest, en omdat ze vaak in aanzienlijke aantallen aanwezig zijn. In het reservaat Baronie Cranendonck bleken deze kevers zich uitsluitend te bevinden in ponymest van hoogstens enkele dagen oud. Hun aantal was in september en oktober veel groter dan in juli en augustus. De kevers graven gangen in de mest waardoor die losser van struktuur wordt. Door deze aktiviteit wordt de mest beter toegankelijk voor andere organismen als aardwormen en bacteriën, en hebben regen en wind beter vat op de mesthoop. De dieren bleken weinig te graven in de grond onder de mesthoop, hoogstens in de bovenste paar centimeters. Hierdoor is de direkte uitwisseling van voedingsstoffen tussen mest en ondergrond door het werk van de mestkevers vrij beperkt. De afbraak van de mest wordt versneld naarmate er meer kevers langer in de mesthoop aanwezig zijn. De in de herfst gedeponeerde hopen zullen daarom sneller uit het terrein verdwijnen dan de 's zomers gedeponeerde hopen.

B IJ L A G E

Opsomming van de monsters ponymest genomen van juli - november 1980

Hieronder worden de perioden van veldwerk in Cranendonck, het overheersende weertype en de genomen monsters opgesomd. Voor elk monster wordt achtereenvolgens opgegeven de datum en het uur van origine, het natgewicht (grammen) en oppervlakte (in centimeter), het macrohabitat (bos; heide/stuifzand; of (voormalige) akker) en de datum waarop de hoop onderzocht werd.

Juli 1980

Eerste periode: 22 juli - 1 augustus.

Weer: warm en droog, overdag 20-25°C, soms korte regenbuien. Hiervoor had het gedurende zes weken langdurig en veel geregend.

1.	23/7, 10:00		akker	gemonsterd 24/7 (1/3), 1 dag.
2.	23/7, 10:00		akker	" 30/7 (1/5), 7 dagen 20/8 (rest), 1 maand
3.	23/7, 10:00		akker	" 25/7 (1/5), 2 dagen 29/7 (1/5), 5 dagen
4.	24/7, 11:00		akker	" 29/7 (¼), 5 dagen 27/8 (3/4), 1 maand
5.	24/7, 11:00		akker	
6.	24/7, 11:00		akker	in augustus onvindbaar
7.	24/7, 15:30		akker	
8.	29/7, 12:00		stuifzand	gemonsterd 30/7 (1/3), 1 dag 31/7 (1/3), 2 dagen
9.	30/7, 14:00		akker	" 31/7, na 1 dag.

Augustus 1980

Tweede periode: 19 tot 29 augustus.

Weer: eerste dagen fris, bewolkt met regen en zeer harde wind; later iets warmer, zonniger en afname van de wind.

10.	20/8, 11:00	50x35	stuifzand	
11.	20/8, 9:00	20x30	stuifzand	
12.	ca.19/8		bosrand	gemonsterd 20/8, na 1-2 dagen
13.	21/8, 8:30	35x13	stuifzand	" 22/8, na 1 dag

14. 21/8, 10:00	30x35	stuifzand	gemonsterd	25/9, na 1 maand
15. 21/8, 10:00	50x60	akker	"	27/8, na 6 dagen
16. 21/8, 10:00	20x15	akker	"	27/8, na 6 dagen
17. 21/8, 10:00	40x20	akker	later onvindbaar	
18. 27/8, 15:00		stuifzand	gemonsterd	29/8, na 2 dagen
19. 27/8, 15:00		stuifzand	later onvindbaar	
20. 27/8, 16:00		stuifzand	gemonsterd	28/8, na 1 dag
21. 27/8, 16:00		stuifzand		

September 1980

Derde periode: 17 tot 26 september.

Weer: Eerst bewolkt, later voornamelijk zonnig, overdag 16-18°C.

22. 17/9, 9:00	35x30 200 g	bos	gemonsterd	25/9, na 8 dagen
23. 17/9, 9:00	50x40	bos		
24. 17/9, 9:00	40x30	bos	gemonsterd	18/9, na 1 dag
25. 17/9, 16:00	23x24	akker	"	18/9, na 1 dag
26. 17/9, 16:00	180 g	akker	"	25/9, na 8 dagen
27. 17/9, 16:00		akker	"	19/9, na 2 dagen
28. 23/9, 15:10		akker		
29. 23/9, 15:10	490 g	akker	gemonsterd	24/9, na 1 dag
30. 23/9, 9:00		stuifzand	"	26/9, na 3 dagen

Oktober 1980

Vierde periode: 14 tot 17 oktober.

Weer: eerste twee dagen droog en helder, overdag 13°C; daarna regen en temperaturen een paar graden lager.

31. 14/10, 15:45	25x27, 820 g	akker	gemonsterd	15/10, na 1dag
32. 14/10, 15:00	35x20, 620 g	stuifzand	"	16/10, 2 dagen
33. 14/10, 15:00	25x30, 580 g	akker	"	17/10, 3 dagen
34. 15/10, 13:00	30x15	akker		
35. 15/10, 14:00	30x15	stuifzand		

November 1980

Vijfde periode: 4 tot 6 november.

Weer: zeer guur met temperaturen rond het vriespunt en regenachtig.

36-38. 4/11, 13:30, akker. 5/11 geheel bevroren, hard en zonder leven.

Deel II
Overzicht van de literatuur over de ecologie van de mestkevers van het genus Aphodius (Coleoptera, Scarabaeidae).

Een mesthoop vormt een discreet en homogeen microhabitat, dat zich onderscheidt door de onregelmatige verdeling ervan over een terrein, door zijn beperkte afmetingen en door zijn vergankelijkheid (Koskela & Hanski 1977, Hanski & Koskela 1977). De fauna die de mest bewoont heeft zich moeten aanpassen aan deze omstandigheden. Een belangrijke komponent, zeker wat biomassa betreft, van de mestbewonende keverfauna wordt gevormd door de echte mestkevers van het genus Aphodius Ill. Het is de bedoeling de biologische en ecologische literatuur over deze dieren, met de nadruk op de in Nederland voorkomende soorten, hieronder samen te vatten. Geen enkel literatuuroverzicht dat in een vrij korte tijd samengesteld moet worden, kan ooit kompleet zijn. Er is de laatste jaren vrij veel aandacht besteed aan de mesthoop als ecosysteem zoals met name blijkt uit de studies van I.Hanski, H. Koskela en P. Holter. Twee recente proefschriften (ongepubliceerd) van I. Hanski (The community of coprophagous beetles, University of Oxford, 1979) en van J.-P. Lumaret (Biogéographie et écologie des scarabéides coprophages du sud de la France, Académie de Montpellier, 1978) waren niet beschikbaar. Aphodius kevers en hun larven vormen slechts één onderdeel van de fauna in de mest microhabitat. De onderlinge relaties tussen de verschillende groepen kevers in een mesthoop werden met name onderzocht door Hanski en Koskela (zie literatuurlijst), hetgeen alleen wat Aphodius betreft hier is uitgewerkt.

1.1. Taxonomie, morfologie en distributie.

Het genus Aphodius Ill. komt over de gehele wereld in grote vormenrijkdom voor. Balthasar (1964) geeft een uitgebreid taxonomisch overzicht van de palearctische soorten. Een recente sleutel voor de Midden-Europese soorten is die van Machatschke (1969), waarin ook de in Nederland voorkomende vormen te vinden zijn. De morfologie van adulte Aphodius individuen werd onder meer beschreven door Madle (1934), Schmidt (1935) en Landin (1961). De Europese soorten lijken onderling vrij sterk op elkaar, met hun langgerekte, iets gebolde lichaam. De lengte varieert van 2-15 mm (meestal 5-7 mm), de breedte van 0,5-3,5 mm (Schmidt 1935), het gemiddelde drooggewicht van 1,57 - 40,19 mg (Koskela & Hanski 1977). De morfologische kenmerken van de larven, met aanwijzingen voor hun ingewikkelde taxonomie, zijn te vinden in Hayes (1930), Hafez (1939), Madle (1935-36), Jerath (1960), Landin (1961), Balthasar (1964) en Christensen & Dobson (1977).

In Nederland zijn 44 soorten Aphodius mestkevers verzameld, waarvan er 42 door Brakman (1966) zijn opgesomd met vermelding van de provincies

waaruit ze zijn gerapporteerd. Sinds dat overzicht zijn A.corvinus en A.zenkeri ook waargenomen (Berger & Poot 1972, Krikken 1978). De 44 Nederlandse soorten zijn opgesomd in het systematische deel (par. 9). Faunalijsten uit andere gebieden zijn niet speciaal verzameld. Sommige echter geven ook incidentele informatie over het type mest waarin de kevers voorkomen of over de seizoensgebondenheid: White (1960) voor Engeland; Janssens (1943) voor België; Landin (1961) voor zuidelijk Zweden; Hanski & Koskela (1977) voor zuidelijk Finland; Breymeyer & Zacharieva- Stoilova(1975) voor Bulgarije en Polen; Blume (1970,1972), Valiela (1970), McDaniel et al. (1971), Sanders & Dobson (1966) tenslotte voor de Verenigde Staten.

1.2. Verzamelmethoden.

Er zijn vele methoden om de kevers uit mest te verwijderen. Het is bij deze vrij grote soorten mogelijk om ze met de hand of met een pincet te vangen (von Lillienskiold 1978). Reeds Roberts (1884) en Moore (1954) wezen erop dat na onderdompeling van mest in water de dieren met enig roeren eenvoudig van de oppervlakte afgeschept kunnen worden (cf. Rainio 1966). Deze methode kan minstens 95% effectief zijn (Koskela & Hanski 1977). Holter (1979) maakte gebruik van Tullgren apparatuur, geschikt voor adulte kevers. Eieren en kleine larven moest hij dan naderhand door onderdompeling in 25% magnesiumsulfaat verzamelen, hetgeen volgens een experiment 96-100% rendement opleverde (Holter 1975, 1979). Koskela (1979) bespreekt vangsten d.m.v. een 'insect suction trap' en een 'window trap', die beide een onbekend percentage van immigrerende insekten, in de tijd gescheiden, opnemen. Tenslotte kunnen kevers uit de mest geëxtraheerd worden door uitdroging op (gemodificeerde) Winkler-zeven (Krikken 1978).

2. LEVENS GESCHIEDENIS

2.1. Ontwikkeling en reproduktie.

De levensloop en ontwikkeling variëren per soort en zijn onderling niet altijd gemakkelijk te vergelijken. Hier zullen de algemene lijnen aangegeven worden, terwijl de details, met name wat betreft de onderverdeling door het jaar heen, in het systematische deel genoemd zullen worden.

2.1.1. Paring.

Het mannetje benadert het vrouwtje van achteren, en inseminatie vindt plaats na 30-60 sec. De dieren stoppen de paring zelfs bij een geringe verstoring. Wanneer de temperatuur daalt onder de 10°C (14°C

bij A. zenkeri) is er geen kopulatie mogelijk (Landin 1961). Aphodius vertoont een "amazing promiscuity": mannetjes kopuleren met meerdere vrouwtjes achter elkaar, en vrouwtjes worden door verscheidene mannetjes bevrucht (Landin 1961, cf. Schmidt 1935:334). De dieren paren op de oppervlakte van een (koeie-) mesthoop of vlak ernaast, slechts bij uitzondering in de mestmassa zelf. De mannetjes sterven vrij snel na de paring, de vrouwtjes overlijden korte tijd (2-3 weken) na de ovipositie, die plaatsvindt in 1-2 weken na de paring.

2.1.2. De eieren.

De vrouwtjes leggen de eieren zonder enige veiligheidsvoorzieningen in de grond of in de mest (Kolbe 1905, White 1960). Koe (buffel) mest schijnt hiervoor de voorkeur te genieten boven paardemest, waarschijnlijk omdat koemest langer vochtig blijft en derhalve betere uitzichten biedt voor een goede ontwikkeling van de larve (Madle 1934:376, Hafez 1939). In de mest wordt de mate van ovipositie (= het aantal eieren dat een bepaald vrouwtje legt) beinvloed door de vochtigheidsgraad. Lumaret (1975) vond dat vrouwtjes alleen eieren legden bij een vochtigheid van 55-75% (optimum 68%) en dat dit ook het aantal eieren bepaalde. Sommige soorten, bijv. A. rufipes, leggen de eieren in kamertjes die zich 10-40 mm in de grond onder een mesthoop bevinden (Holter 1979, Klemperer 1980). Andere soorten leggen de eieren in de mest zelf.

De meeste soorten leggen hun eieren enkel (White 1960, Hanski 1980a), andere, als A.rufipes en A.depressus, leggen ze in groepjes van 5-11, gemiddeld 8, eieren (Klemperer 1980) of van 4-6 eieren (Holter 1979). De vrouwtjes leggen elk ongeveer 20-25 eieren (Landin 1961) en gewoonlijk meerdere per mesthoop (Hanski 1980a). Ze leggen niet alle eieren tegelijk hetgeen ook onmogelijk is gezien het feit dat de ovaria slechts een beperkt aantal ovariolen bevatten, nl. 3-6 (Landin 1961) of 1-4 (Christensen & Dobson 1976). Het aantal eieren per mesthoop is afhankelijk van de temperatuur en van de vochtigheid (Lumaret 1975) en van de dichtheid van de adulte populatie. Holter (1979) vond dat het aantal eieren per hoop significant minder variabel was dan het aantal adulten, hetgeen wijst op een zekere regulatie. Een experiment toonde een afname in eileg bij toenemende populatiedichtheid. De regulerende faktoren zijn nog niet bekend.

De eieren zijn zeer gevoelig voor uitdroging (Christensen &Dobson 1977). De incubatietijd is afhankelijk van de temperatuur - de optimale temperatuur bij A.fimetarius bedroeg 24°C (Christensen & Dobson 1977).

De tijd die nodig is voor het uitkomen van eieren wordt verschillend opgegeven:

A.lividus in Egypte:	2-4 dagen bij 25°C (Hafez 1939)
A.fimetarius:	7 dagen (Schmidt 1935)
A.howitti:	5-14 dagen in veld (White 1960)
A.rufipes:	5 dagen bij 18°C (Klemperer 1980)
	ca.5 dagen (Holter 1979)
	8 dagen bij 10-18°C (White 1960)
Aphodius sp.:	3-5 dagen (Landin 1961).

2.1.3. De larven.

Er zijn drie larvale instars (Li, Lii, Liii). Allen eten uitsluitend mest en zeer zelden ander vegetatief materiaal (soortsgebonden). De larve graven geleidelijk steeds diepere gangen in de grond onder de mesthoop, waarin ze zich bij gevaar terugtrekken en waarin ze uiteindelijk zich verpoppen. Ze bewegen steeds heen en weer tussen de mest en de onderliggende grond (Hafez 1939, Klemperer 1980). In de mest verblijven de larven meestal in kleine afgebakende cellen (Klemperer 1978, Sanders & Dobson 1966). De graafwerkzaamheden nemen af naarmate de larven ouder worden. De larven worden veel gepredeerd, en daarnaast zijn ze gevoelig voor veranderingen in de temperatuur en de vochtigheid, die de snelheid van hun ontwikkeling beinvloeden (Lumaret 1975). Het aantal overlevende larven is niet afhankelijk van de dichtheid (Holter 1979).

Voor de duur van de larvale stadia zijn de volgende getallen vermeld:

	L i	L ii	L iii
A.rufipes (Klemperer 1980):	3-4 dagen (18°C)	3-4 d.(18°C)	14-17 d.(18°C
A. rufipes(Holter 1979):	7 d.	7 d.	21-35 d.
A. rufipes (White 1960):	(Li + Lii) 4.5 d.		
A. lividus (Hafez 1939):	(3 stadia) 6-9 d.(23-26°C), 5-8 d. (30°C)		
Aphodius sp. (Landin 1961):	2-4 d.	3-8 d.	21-35 d.

2.1.4. Prepupa en pupa.

Aan het einde van de 3e larvale instar is er een overgangsstadium tot de verpopping, de prepupa. Deze periode wordt gekenmerkt door interne inaktiviteit, ophouden met eten, een gering krimpen van het lichaam en het legen van de darmen (Hafez 1939, White 1960, Klemperer 1980). Deze prepupa maakt ovale cellen in de grond door herhaalde duikelbewegingen te maken (Klemperer 1980). Sommige soorten overwinteren in dit prepupa stadium, in de andere gevallen verpopt het dier zich binnen enkele dagen.

De pop verblijft ofwel in de mesthoop (Kolbe 1905, Ritcher 1958, White 1960, Christensen & Dobson 1977, Lumaret 1975), ofwel in met mest bek eedde cellen in de grond (Kolbe 1905, White 1960, Snowball 1944, Ritcher & Morrison 1955,Christensen&Dobson 1977, Klemperer 1978). Die cellen kunnen aktief gerepareerd worden bij verstoring (Klemperer 1978). De pop overwintert nooit (Landin 1961).

De duur van het pupale stadium is als volgt:

Aphodius sp.:	8 dagen - 1 maand (Landin 1961)
A. lividus:	6-9 dagen (23-26°C), 4-6 dagen (30°C) (Hafez 1939)
A. fimetarius:	2 weken (Schmidt 1935)
A. rufipes:	3-4 weken (18°C) (Klemperer 1980) max. 18 dagen (Madle 1934) 10-18 dagen (10-15°C) (White 1960)
A. tenellus:	21-31 dagen (15°C) (White 1960)
A.conspurcatus:	19-29 dagen (15°C) (White 1960).

Uit de pop ontwikkelt zich de imago, die na 1-2 dagen volgroeid is (Madle 1934).

2.2. Sex ratio.

Wat betreft de sex ratio in een natuurlijke populatie zijn slechts een paar, slecht overeenkomende gegevens gepubliceerd. Schmidt (1935:334) geeft de volgende getallen:

A. fimetarius	♂ 49%	♀ 51%
A. distinctus	♂ 46%	♀ 54%
A. prodromus	♂ 40%	♀ 60%.

Carne (1956) vond voor A. howitti in Australië dat de sex ratio nooit 1:1 was, maar dat er altijd veel meer vrouwtjes aanwezig waren. Er waren maximaal 4 mannetjes op 6 vrouwtjes. Christensen & Dobson (1976) onderzochten in Amerika een herfst-en een lente-populatie van A.distinctus die onderling opmerkelijk verschilden:

herfst	♂ 212	♀ 69,	ratio 3:1
lente	♂ 44	♀ 78	ratio 2:3.

Ze wijten dit verschil aan een hogere overlevingswaarde van de vrouwtjes tijdens het overwinteren.

2.3. Aantal generaties per jaar.

De meeste Aphodius hebben slechts één generatie per jaar. Het onderzoek hiernaar is vaak moeilijk omdat wel verschillende stadia naast elkaar kunnen voorkomen, omdat sommige soorten op meerdere manieren kunnen overwinteren. In Finland hebben alle soorten slechts één generatie in het jaar (Koskela 1979). White (1960) vond in Engeland slechts bij A.tenellus een mogelijkheid dat er jaarlijks twee generaties zouden voorkomen. Hetzelfde vermoeden bestaat voor A.vittatus in Oregon, USA (Jerath & Ritcher 1959). Volgens Madle (1934) hebben de kleinere soorten (als A.fimetarius en A.depressus) twee generaties per jaar, de grotere soorten (als A.fossor en A.rufipes) slechts één. A.rufipes echter heeft incidenteel twee generaties als de omstandigheden gunstig zijn (Klemperer 1980). Landin (1961, 1968) zegt dat in zuidelijk Zweden A. erraticus, A.distinctus en A.fimetarius jaarlijks in twee generaties voorkomen en derhalve het gehele jaar door als adult waarneembaar zijn. Het blijft onduidelijk welke omstandigheden een vermeerdering van het aantal generaties zouden bewerkstelligen. De verdubbeling is echter veeleer een uitzondering dan regel.

2.4. Overwinteren.

Mestkevers kunnen overwinteren als ei, 3e instar larve, prepupa of als imago. Schmidt (1935, 1944) probeert dit in twee basale typen en één afgeleid type samen te vatten:

1. Overwintering als imago, die in de vroege lente verschijnt. De larven en poppen leven in de lente-zomer, de nieuwe imagines komen in de herfst.
2. Overwintering als 3e instar larve, die in de lente verpopt en nieuwe imagines voortbrengt in het begin van de zomer.
3. Zowel imagines als larven overwinteren (mengvorm van 1 en 2).

White (1960) en Landin (1961) verzamelden specifieke informatie over het stadium van overwinteren, samengevat in een tabel in Hanski (1980b: 319, hier weergegeven).

Uit: Hanski 1980b: 319

Tab. 3. Numbers of species overwintering in different stages in Sweden (Landin 1961) and in northern England (White 1960). If the overwintering stage is in brackets, it means that hibernation in this stage is uncommon.

Sweden	adult	III larvae	egg	adult (III)	III (adult)	egg (adult)	Σ
No. of species	24	6	1	5	5	2	43

England	adult	adult III larvae prepupae	adult egg, III larvae prepupae	adult (egg)	egg (adult)	Σ
No. of species	5	1	1	2	1	10

Gezien deze tabel, lijkt het in Noord-Europa voordelig te zijn om als 3e instar larve of als imago te overwinteren. De andere, weinig mobiele stadia hebben waarschijnlijk veel meer te lijden onder de afname van de mestkwaliteit en de mogelijk koude winters (Hanski 1980b). Een verlenging van het pop-stadium leidt bij lage temperaturen tot de dood (White 1960), zoals bij A.rufipes werd waargenomen door Madle (1934). De overlevingskans is misschien toch al niet al te groot. Christensen & Dobson (1976) vonden in een experiment met A.distinctus, een soort die als imago overwintert, dat 204 van 1421 exemplaren (14,3 %) de winter overleefden.

De plaats waar de winter wordt doorgebracht schijnt variabel te zijn. A.distinctus en A.fimetarius zijn beide als adult overwinterend in vrij droge koemest, resp. in Zuid Dakota en in Indiana, aangetroffen (McDaniel & Balsbaugh 1968, McDaniel et al. 1971:226). De temperatuur in het binnenste van een koeieplak is altijd iets hoger dan de buitentemperatuur, waardoor de kevers een zekere bescherming tegen koude hebben (Schmidt 1935). Deze isolatie zal tijdens strenge winters mogelijk niet voldoende zijn. Larven overwinteren meestal diep in de bodem, tot 60 cm diepte (Schmidt 1935:336) in kleine kamertjes met wanden van mest (Madle 1934). Voor het overige zijn vele verschillende schuilplaatsen van de imagines vermeld, zoals komposthopen, stro, in bomen, onder rottend hout enz. (Schmidt 1935:336, McDaniel et al.1971: 226, Roer 1968).

3. VOEDSEL.

3.1. Voedselkeuze.

Mestkevers voeden zich voornamelijk met dierlijke uitwerpselen, met een voorkeur voor die van herbivore zoogdieren. Deze mest bevat niet geheel verteerd vegetatief materiaal, in tegenstelling tot die van roofdieren, vogels en lagere dieren, waarin slechts bij uitzondering mestkevers worden aangetroffen (Schmidt 1935, Landin 1961). Sommige soorten komen voor op ontbindend vegetatief materiaal, kompost en aas (saprofagie) of op levende planten (fytofagie). Alle Aphodius kevers worden ingedeeld bij de coprofagen, die zich het best ontwikkelen op puur ontbindend materiaal (Koskela & Hanski 1977, tegenover carnivore kevers). Janssens (1943) onderscheidt binnen de coprofagen nog twee groepen: de "coprophages primaires", soorten die in alle stadia alleen mest eten, en de "coprophages secondaires", soorten die als adult mest eten en die als larve ander voedsel prefereren. De kevers van het genus Aphodius zullen alle tot de eerste kategorie gerekend moeten worden, ook al zijn ze niet alle geheel aan de mest gebonden.

De meeste soorten komen op verschillende typen mest voor. Er is eigenlijk nooit een uitgesproken voorkeur zoals blijkt uit tabel 4

Tabel 4. Voorkomen van de Nederlanse *Aphodius* soorten in verschillende typen mest en andere voedselbronnen. (Voornamelijk volgens Landin 1961, Rainio 1966).

	MENS	KOE	PAARD	SCHAAP	VARKEN	HERT	ZWIJN	OVERIGE
arenarius	-	x	x	x	-	-	-	
ater	-	x	x	x	x	x	x	compost
borealis	x	x	x	x	-	-	-	
brevis	-	x	-	x	-	x	-	
coenosus	-	x	-	x	-	x	x	
conspurcatus	x	x	x	x	-	x	-	
consputus	(geen gegevens)							
contaminatus	x	x	x	x	x	x	x	
corvinus	-	x	-	-	-	x	-	vos?, stroresten
depressus	x	x	x	x	x	x	x	
distinctus	x	x	x	x	x	x	x	
equestris	-	x	-	-	-	x	-	
erraticus	-	x	-	x	-	x	x	
fasciatus	-	x	x	x	-	x	x	
fimetarius	x	x	x	x	x	x	x	
foetens	?	x	x	x	?	x	x	
fossor	-	x	-	-	-	x	x	
granarius	x	x	x	x	x	x	x	ontbindend materiaal
haemorrhoidalis	x	x	x	x	x	x	x	
lividus	-	x	x	x	-	x	-	
luridus	-	x	x	x	x	x	x	
maculatus	-	-	x	-	-	x	-	
merdarius	x	x	x	x	x	x	-	
niger	-	-	-	-	-	-	-	ontbindend materiaal
nitidulus	(geen gegevens)							
obliteratus	(geen gegevens)							
paykulli	x	x	x	x	x	x	x	
pictus	-	-	x	-	-	-	-	
plagiatus	-	-	-	-	-	-	-	ontbindend materiaal
porcus	-	x	x	x	x	x	x	
prodromus	x	x	x	x	-	x	-	compost
pubescens	(geen gegevens)							
pusillus	x	x	x	x	x	x	x	
quadrimaculatus	(geen gegevens)							
rufipes	x	x	x	x	x	x	x	
rufus	x	x	x	x	x	x	x	
satellitus	(geen gegevens)							
scrofa	x	x	x	x	-	x	-	
scybalarius	-	x	x	-	-	-	-	
sordidus	-	x	x	x	x	-	-	
sphacelatus	-	x	x	x	x	x	x	ontbindend materiaal
subterraneus	-	-	x	-	-	x	-	
tomentosus	-	x	-	x	-	-	-	
zenkeri	-	x	x	x	-	x	-	

voor de in Nederland voorkomende soorten. Landin (1961) konkludeert: "it is not the kind of dung, but the climatic conditions of the environment ... which restrict dung-beetles to a certain habitat." Bepaalde soorten, A.plagiatus en A.niger bijvoorbeeld, zijn als adult vrijwel geheel fytofaag, andere zijn zowel fytofaag als coprofaag. Mestkevers worden soms aangetroffen in uitzonderlijke typen mest: A.fimetarius en A.varians in ganzenmest, A.prodromus in kalkoenmest, A.fimetarius in honden-en kattenmest en A.troglodytes in Florida uitsluitend in de uitwerpselen van de landschildpad Gopherus polyphemus (Kolbe 1905, Schmidt 1935). De larven en imagines van A.suspectus werden in Amerika verzameld in mierennesten (Jerath & Ritcher 1959:171). Kearns (1929) bespreekt een vreemd geval, waarin grote aantallen (grotendeels) dode exemplaren van A.prodromus werden aangetroffen in een val waarin vele verrotte carabiden een duidelijke stank verspreidden. In de direkte omgeving werd alleen A.fimetarius aangetroffen. De dichtstbijzijnde A.prodromus bovenden zich op 3/4 mijl afstand op een heuvel en moeten door de sterke geur specifiek aangetrokken zijn.

In sommige gevallen worden delen van levende planten gegeten. De literatuur over dit economisch belangrijke punt wordt samengevat door Jerath & Ritcher (1959). Wortels van grassen werden verorberd door larven van A.granarius, door larven van A.pardalis voorkomend in een dichtheid van 240-644 larven per vierkante voet (Ritcher & Morrison 1955), door larven van A.howitti in Australië en Tasmanië (Carne 1956), door A.hamatus en door A.contaminatus op een golfbaan. Munt wortels werden vernield door A.distinctus. A.granarius is waargenomen op uitkomende maiszaden, A.fimetarius op aardappelen in noord Duitsland, en A.contaminatus en A.subterraneus vernielden de hoeden van paddestoelen (Ritcher 1958). De aangerichte schade is slechts zelden noemenswaardig.

De voedselbron van de larven wordt als het ware door de ouders gekozen, en daarom is het larvale menu beperkter dan dat van de adulten. Het voedsel van de larven wordt als oorspronkelijk beschouwd, dat van de ouders als mogelijk afgeleid (Schmidt 1935). Men neemt aan dat saprofagie en fytofagie primair zijn, en dat de coprofage vormen of levenswijze zich pas later daaruit ontwikkelden (Schmidt 1935, Balthasar 1963).

Zowel de larven als de imagines leven vooral (uitsluitend?) van de eiwithoudende stoffen in de mest. Adulten kunnen slechts de opgeloste eiwitten verteren, terwijl larven ook bacteriële eiwitten kunnen opnemen en verteren (Madle 1934:378 ff., Merritt 1976). De opgeloste eiwitten aanwezig in verse mest worden snel door bacteriën omgezet. Adulte dieren

kunnen dan wegvliegen, de larven echter moeten leven van hetgeen in oude hopen nog aanwezig is (Landin 1961). De larven kunnen ook aseptisch zich ontwikkelen, hetgeen bij een optimale temperatuur en met een geschikte voeding sneller gaat dan normaal en de dieren worden ook groter (Charpentier 1968).

De larven van A.rufipes moeten hun ontwikkeling in zes weken voltooien, omdat daarna de mesthoop minder geschikt wordt. Volgens de experimenten van Holter (1974) is de assimilatie van deze dieren weinig efficient (7,0-10,4 %). Omdat de totale konsumptie van de 2e instar larve gemiddeld 590 cal (0,15 g drooggewicht) en van de 3e instar larve gemiddeld 4540 cal (1,15 g drooggewicht) bedraagt, moet het dier veel mest verwerken. De dagelijkse ingestie is dan ook 380-530 % van hun drooggewicht (=240-400% van hun versgewicht per dag). Holter (1975) berekende de assimilatie van larven in koemest in 1972 en 1974 (het laatste jaar een hoge dichtheid). Die bedroeg resp. 18,3 kcal per hoop (= 390 kcal per m^2 koemest) en 800 kcal per m^2 koemest. Dit een relatief hoge energiestroom, maar toch wordt er slechts 1,8% resp. 3,8% van de in het begin aanwezige energie verbruikt. De Aphodius larven beinvloeden derhalve de afbraak van mest nauwelijks door hun energie-opname, maar veeleer door het graven en verwerken van de mest.

Schmidt (1935:314ff.) beschrijft enkele vraattypen van mestkevers. Die verschillen per type mest. Koeie- en paardemest wordt van opzij of van boven benaderd en de dieren graven zich eenvoudig in. Bij verse koeieplakken gebeurt dit bij voorkeur van bovenaf, vanwege het hoge watergehalte. Menselijke uitwerpselen worden gewoonlijk van de bodem af aangevreten. Bij de mestballen van herten en reeën eten de kevers een gang van de ene kant naar de andere, zodat je kan zien of het dier nog aanwezig is of niet.

3.2. Kleptoparasitisme.

De aanwezigheid van Aphodius larven is enkele malen gekonstateerd in de broedmassa's (mestballen in de grond met eieren) van andere soorten Scarabaeidae, zoals van Geotrupes sp. (Jerath & Ritcher 1959, Klemperer 1980). Chapman (1869,1870) vond larven van A.porcus in de broedbal van Geotrupes stercorarius, waardoor de eieren van de laatste waren vernietigd. A.lividus en A.rubeolus ontwikkelden zich in Amerika in broedballen van Phanaeus sp. en van Ontophagus medorensis (Jerath & Ritcher 1959). Imagines van A.testudinarius kunnen overwinteren in de nesten van Geotrupes mutator (Sopp 1898). Klemperer (1980) vond verschillende larvale stadia van A.rufipes in de dieper

gelegen broedmassa's van Geotrupes spiniger, waarvan de eieren vaak afwezig (dus: vernietigd) bleken. Laboratorium experimenten toonden dat voedselzoekende larven werden aangetrokken door mest of door vocht. Het vernielen van de eieren of het doden van de larven van Geotrupes spiniger was geheel toevallig. De (dichtgevallen) gangen naar de Geotrupes broedmassa's vereenvoudigden het bereiken ervan door de larven van A.rufipes.

4. KLIMAAT.

4.1. Invloed van temperatuur en vochtigheid.

Landin (1961) heeft het belang van de klimatologische omstandigheden voor de verklaring van de verspreiding en aktiviteit van mestkevers benadrukt. Hij onderscheidt in zijn studie drie plaatselijke klimaattypen: - macroklimaat: omstandigheden 1,5 m boven de grond,

- microklimaat: omstandigheden in de mesthoop, en
- locoklimaat: omstandigheden in de buurt van de mesthoop.

Er is tijdens een 24-uur cyclus een flinke variatie in de omstandigheden in en nabij de mesthoop, nl. wat betreft de temperatuur, vochtigheid, windsnelheid, isolatie en regenval. De fluctuaties zijn afhankelijk van de locatie van de mest (open, bedekt) en het type mest. De algemene konklusies van Landin's (1961) experimenten zullen hier kort weergegeven worden.

De resistentie tegen hoge temperaturen verschilt significant tussen de verschillende soorten. Een reeks met toenemende resistentie voor de onderzochte dieren is: A.lapponum (40,6°C), zenkeri, rufipes, borealis, rufus, fimetarius, foetens, ictericus en brevis (50,5°C). Ook de resistenties van de verschillende larvale instars verschillen onderling. Soms is er ook binnen de soort een zekere variatie. Overwinterende imagines van A.fimetarius zijn gevoeliger voor hoge temperaturen dan de dieren die in de zomer leven (Landin 1968: 111-120).

De beweeglijkheidslimiet bij lage temperaturen verschilt ook per soort. De temperatuur waaronder geen beweging meer mogelijk is ligt bij A.lapponum bij 2,1°C, en loopt op via A.borealis, brevis, ictericus, fimetarius, rufus, rufipes, tot zenkeri bij 8,9°C. De limiet van exemplaren die uit de winterslaap komen ligt soms lager, zelfs onder het vriespunt. A.nemoralis kan na de winterslaap al beweeglijk worden bij -1,3°C. De larven tonen een eender beeld (cf. Landin 1968: 121-129).

De resistentie tegen uitdroging bleek ook specifiek. A.fimetarius, A.foetens en A.brevis waren zeer resistent (ze leefden 25-30 uur), terwijl A.rufipes nauwelijks droogte kan doorstaan (8,6 uur).

De larven zijn gewoonlijk weinig resistent (uitdroging na 1,3 - 4,3 uur), behalve de 3e instar van A. brevis die 18,7 uur in leven bleef. In de meeste gevallen prefereerden de kevers duidelijk omstandigheden van hoge relatieve vochtigheid (Landin 1968: 130-142).

Temperatuur en vochtigheid beinvloeden dus specifiek de mogelijkheden voor verspreiding in uiteenlopende habitats, en de mate van aktiviteit, beweeglijkheid en reproduktie. Het bleek dat vooral het verschil tussen de mesthopen in het open veld en die op beschaduwde plaatsen van primair belang was voor de meeste mestkevers, omdat schaduwplaatsen bescherming bieden tegen uitzonderlijke temperaturen, langdurige regen en wind. (Schmidt 1935, Koskela & Hanski 1977).

4.2. Secundaire factoren.

Sommige soorten hadden een duidelijk aanwijsbare voorkeur voor mest op bepaalde plaatsen, al dan niet beschut of blootgesteld aan lichtinval. Het type mest was dan van ondergeschikt belang. A.zenkeri prefereerde schapemest in de schaduw, maar als de twee factoren niet samen voorkomen, balanceren ze elkaar uit (Landin 1961). Of in deze gevallen werkelijk de hoeveelheid licht doorslaggevend is of dat slechts de invloed daarvan op temperatuur en vochtigheid (op plaatsen in de schaduw bijvoorbeeld) van belang is, kan moeilijk uitgemaakt worden. Sommige soorten vliegen naar een lichtbron toe, zoals A.rufipes, A.rufus en A.ictericus. Dit is echter niet een normale reaktie (Landin 1961:147).

Windsnelheid en regenval spelen slechts een kleine rol. Tijdens het vliegen ruiken de imagines een mesthoop op grotere afstand bij hardere wind. Ze vliegen gewoonlijk tegen de wind in. Zeer harde wind maakt migratie praktisch onmogelijk omdat de dieren niet ertegen in kunnen vliegen. De wind beinvloed ook de verdamping en de temperatuur van een mesthoop en speelt daarom indirekt een rol in het leven van de mestkevers. Regenval heeft een dergelijke indirekte invloed. Vooral harde en langdurige regens vernielen de mesthopen en ze maken die aanzienlijk vochtiger. Dit laatste is vooral desastreus voor de pre-imaginale stadia die niet uit hun omgeving kunnen ontsnappen (Landin 1961, 1968).

4.3. Temperatuur in de mesthoop.

Schmidt (1935) vermeldt dat verse koemest zich vrij snel aanpast aan de omgevingstemperatuur, d.w.z. hij koelt snel af. De temperatuur van binnen was altijd iets hoger dan aan de rand. Wanneer de buitentemperatuur daalt, blijft de warmte in de mest langer vastgehouden. Volgens Madle (1934) kunnen de temperatuursverschillen binnen één hoop aanzienlijk zijn, soms zelfs oplopen tot 20°C bij zonneschijn. De

Uit: Holter 1975:179.

Tab. 1. Temperature conditions in cow pats, Aug-Sept 1972.

Position in dung	Highest temperature °C	date	Lowest temperature °C	date	Daily temperature amplitude °C	date	°C	date
−0.5 cm	35	8 Aug	2	17 Sep	21	7 Aug	4.5	22 Sep
−3 cm	29	8 Aug	3.6	17 Sep	16.3	1 Sep	3.7	22 Sep
bottom	26.5	8 Aug	5.3	17 Sep	10.5	7 Aug	2.3	22 Sep

buitenste en bovenste lagen van een mesthoop tonen zeer grote variaties in de temperatuur in tegenstelling tot de binnenste delen. Holter (1975, tab.1) geeft een tabel, hier weergegeven, van temperatuurkondities in koeiehopen op de bodem, op 0,5 en op 3 cm diepte.

5. AANTAL KEVERS IN DE MEST.

Het aantal mestkevers in een bepaalde mesthoop is afhankelijk van vele onderling samenhangende factoren, zoals het type mest, de ouderdom van de mest, de tijd van het jaar (seizoenen), de tijd van de dag en de biotoop (macrohabitat). De invloed van inter- en intraspecifieke competitie zal in hoofdstuk 6 behandeld worden. In elke mesthoop zijn vele verschillende soorten insekten, ook altijd meerdere soorten Aphodius aanwezig, welke diversiteit ook in het volgende hoofdstuk ter sprake komt.

Het feitelijke aantal per hoop is zeer variabel, zelfs op plaatsen met ogenschijnlijk dezelfde omstandigheden. Naast elkaar gelegen mesthopen kunnen duidelijk verschillende aantallen mestkevers herbergen: "beetles did not distribute themselves regularly" (Holter 1979). Het is daarom nauwelijks nuttig om preciese aantallen te geven, maar om een indruk te geven zijn hier enkele cijfers;

- 825 ex. Aphodius in 630 gr schapemest,
  829 ex. Aphodius in 450 gr paardemest (=14,4% van de mest massa) (Schmidt 1935:330).
- 1113 A.lividus in 1 koeieplak (Snowball 1944).
- 200-600 A.fimetarius per koeieplak (Merritt & Anderson 1977).
- 0-2394 A.distinctus per koeieplak (Christensen & Dobson 1976).
- 0-100 A.rufipes per koeieplak (Holter 1979).
- biomassa van Scarabaeidae (larven + adult) was 30-64 mg drooggewicht per liter mest (= 0,6-1,3 % van de bewoonde mest) (Breymeyer 1974).
- Rainio (1966:92) geeft een tabel van de aantallen gevonden in verschillende typen mest en van alle gevangen soorten, zie hierbij.

Uit: Rainio 1966:92

Table 3. Numbers of beetles in different kinds of dung in field pasture (sites 2, 4, 7, and 8 in Fig. 1) during the period 1. VI – 16. X. 1961. Thirteen successive examinations, amounts of dung examined on each occasion: sheep dung 1 kg, cow dung 2 kg, and horse dung 2 kg. The sheep dung was that of the Ryyjy race, while in the experiments presented in Table 5, dung of the Finnish race was employed. The arrangement of species is according to their abundance.

	Sheep dung 13 kg	Cow dung 26 kg	Horse dung 26 kg	Total
Aphodius prodromus	767	1314	1298	3379
A. fimetarius	1213	886	797	2896
A. rufus	611	402	118	1131
Sphaeridium scarabaeoides	141	253	146	540
Aphodius rufipes	71	165	216	452
Sphaeridium bipustulatum	73	43	275	391
Aphodius merdarius	122	38	149	309
Calobopterus erraticus	147	59	37	243
Aphodius conspurcatus	9	2	150	161
A. sordidus	3	5	97	105
Sphaeridium lunatum	2	48	43	93
Aphodius ater	79	12	2	93
A. pusillus	42	21	9	72
Calobopterus fossor	13	63	3	79
C. haemorrhoidalis	32	35	–	67
Aphodius depressus	40	15	3	58
Geotrupes stercorarius	8	7	38	53
Aphodius fasciatus	30	17	1	48
A. foetens	1	3	18	22
A. borealis	11	–	3	14
Geotrupes stercorosus	3	2	7	12
Hister unicolor	4	5	–	9
H. cerealis	3	6	–	9
H. striola	–	3	4	7
Aphodius distinctus	1	–	–	1
Onthophagus gibbulus	–	1	–	1
Total	3459	3094	3513	10066

[1] The experiments of the year 1960, presented in Table 5, differed in their method and places of performance from those of the year 1961. This must be taken into consideration in comparing the figures in the tables.

Table 4. Numbers of beetles in different kinds of dung in shady sites (1, 3, 5, 7, and 8 in Fig. 1) during the period 13. VII – 16. X. 1961. Nine inspections, the amounts of dung on each occasion: human faeces, 0.5 kg, cow dung 1 kg, and horse dung 1 kg.

	Human faeces 4.5 kg	Cow dung 9 kg	Horse dung 9 kg
Sphaeridium bipustulatum	–	–	5
S. lunatum	–	–	3
S. scarabaeoides	–	–	1
Oeceoptoma thoracicum	17	–	–
Hister unicolor	1	–	–
Geotrupes stercorarius	18	11	25
G. stercorosus	8	2	3
Aphodius borealis	–	1	–
A. conspurcatus	5	1	53
A. depressus	–	2	–
A. fasciatus	4	8	3
A. fimetarius	50	68	48
A. foetens	–	–	1
A. merdarius	–	–	25
A. prodromus	4294	170	156
A. pusillus	–	1	–
A. rufipes	391	343	298
A. rufus	21	135	44
A. sordidus	–	–	15
Total	4797	700	687

Table 5. Numbers of beetles in different kinds of dung, 15. VII – 17. VIII. 1960, in sites 2, 3, 8, and 10 (Fig. 1). The dung heaps lying close to each other on the ground were examined after 1, 2, 3, 5, 8, and 12 days. The total number of dung heaps was 192 and the initial fresh weight of each heap 200 g.

Species	Pig dung	Cow dung	Horse dung	Sheep dung	Total
Sphaeridium bipustulatum	–	1	1	1	3
S. scarabaeoides	4	15	7	12	38
Hister cerealis	–	1	–	1	2
Geotrupes stercorarius	5	–	3	–	8
G. stercorosus	14	9	10	9	42
Calobopterus erraticus	4	8	–	3	15
C. fossor	–	1	–	–	1
C. haemorrhoidalis	2	2	1	1	6
C. subterraneus	4	–	–	–	4
Aphodius ater	1	–	–	2	3
A. borealis	–	1	–	2	3
A. depressus	3	1	2	1	7
A. fimetarius	234	228	150	72	684
A. ictericus	–	1	–	–	1
A. merdarius	43	4	33	4	84
A. prodromus	1	–	–	–	1
A. pusillus	2	–	1	7	10
A. rufipes	114	147	117	48	426
A. rufus	39	137	7	216	399
Total	469	556	330	378	1733

5.1. <u>Typen mest.</u>

Mestkevers eten met name in ungulatenmest, terwijl ze veel sporadischer te vinden zijn in mest van carnivoren, mensen, vogels en andere dieren (zie 3.1). De samenstelling van de typen mest verschilt onderling nogal (Madle 1934, Schmidt 1935:311). De chemische samenstelling van koemest werd geanalyseerd door Madle (1934:350). Sommige soorten vertonen een lichte voorkeur of een zekere afkeer van een bepaalde soort mest (van hoefdieren), maar dit is nooit uitgesproken en het is ook nooit een verspreiding beperkende faktor (Landin 1961: 153 ff, 188-193, Rainio 1966). Rainio (1966) vergelijkt de belangrijkste mesttypen:

KOE: zeer compact, brandt langzaam; waterinhoud hoog (75%: Schmidt 1935); aan de bovenkant vormt zich snel een korst die verdamping tegengaat.

PAARD: vrij droog, los van struktuur en snel uitdrogend; waterinhoud eerst ca.66% en snel afnemend (Schmidt 1935).

SCHAAP: even droog als paardemest (66%: Schmidt 1935); fijn van struktuur, maar los en snel verbrandend.

VARKEN: fijn van struktuur, compact, langzaam brandend; waterinhoud als koeiemest.

HERT: vaak afzonderlijke ballen; consistent en fijn; soms een dunne korst, droogt langzaam uit (Madle 1934).

De aanwezigheid van de verschillende <u>Aphodius</u> soorten (zover ze in Nederland voorkomen) in deze en andere mesttypen is samengevat in tabel 4 (zie 3.1).

5.2. <u>Ouderdom van de mest.</u>

Er zijn verscheidene observaties over het aantalsverloop bij toenemende ouderdom van de mest. De meeste keversoorten bevolken de mesthoop tijdens de eerste nacht volgend op de afzetting van de mest, waarbij bepaalde soorten vroeger arriveren dan andere; sommige soorten worden alleen aangetrokken tot oudere hopen (Landin 1961:184, zie cap.7). De lengte van het verblijf in de mest verschilt ook per soort, biotoop, weersomstandigheden en type mest. Schmidt (1935:322) specificeert dat bij het ouder worden (uitdrogen) van koeiemest de faunasamenstelling zich wijzigt: soorten als <u>A.fimetarius</u>, <u>A.fossor</u>, <u>A.rufus</u> en <u>A.distinctus</u> prefereren vochtige mest, andere als <u>A.brevis</u> arriveren pas als de mest veel dróger is geworden.

Rainio (1966) onderzocht mest van koe, paard, schaap, varken na 1,2,3,5,8 en 12 dagen. De curve voor alle genera tezamen (<u>Aphodius</u>, <u>Hister</u>, <u>Sphaeridium</u>, <u>Colobopterus</u>) verschilt per type mest. In paardemest wordt de aantalspiek na 1 dag bereikt (met meer exemplaren dan in andere mesttypen op hetzelfde tijdstip), waarna een vrij snelle afname optreedt. In de mest van schaap en varken was er een geleidelijke aantalstoename tot de piek van de 2e dag, waarop een snelle afname volgde. In koeiemest wordt de piek pas op de 3e dag bereikt en ook de afname was minder abrupt, wat te danken is aan de langzamere verdamping. Rainio vond dat de emigratie van de kevers niet veroorzaakt wordt door een opraken van het voedsel, maar door het uitdrogen van de mest. Rainio (1966:94) vat zijn vindingen samen in een figuur, die hieronder is gereproduceerd.

Kessler & Balsbaugh (1972) bestudeerden Amerikaanse koeiemest van 1 tot 4 dagen oud. Wat de 14 soorten Scarabaeidae betreft, vonden zij

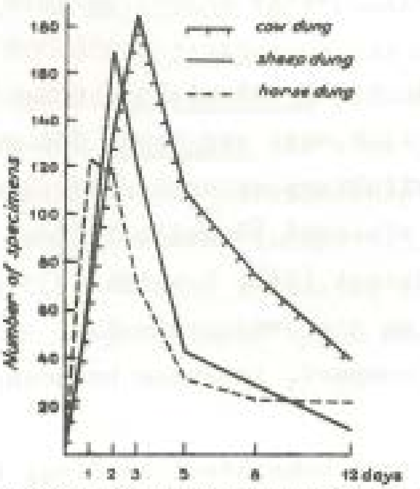


Fig. 2. The numbers of beetles in different kinds of dung 1, 2, 3, 5, 8, and 12 days after the dropping of the heap. The values are based on four experiments performed on 8. VI – 17. VIII. 1960. The total number of dung heaps was 180 and the initial fresh weight of each heap 300 g. Sites 2, 3, 9 and 10 in Fig. 1. The curve of pig dung has not been drawn, but it is rather similar to that for sheep dung.

Uit: Rainio 1966:94.

Table 6. Numbers of beetles in dung 1, 2, 3, 5, 8, and 12 days old. Cow, horse, sheep, and pig dung were employed. Total number of dung heaps 228. Other explanations as in Fig. 2.

	Age of dung (days) 1	2	3	5	8	12	Total
A. bipustulatus	1	–	2	–	–	–	3
S. scarabaeoides	10	10	17	1	–	–	38
H. striola	1	–	–	1	–	–	2
H. unicolor	1	–	–	–	–	–	1
H. ventralis	–	2	–	3	–	–	5
C. stercorarius	1	3	–	1	–	1	6
C. sternorarius	9	3	11	10	10	–	43
C. erraticus	3	8	3	1	–	–	14
C. fossor	–	–	1	–	–	–	1
C. haemorrhoidalis	1	5	–	–	–	–	6
C. subterraneus	–	4	–	–	–	–	4
A. ater	3	3	4	1			11
A. borealis	–	3	–	–		–	3
A. depressus	–	5	2	–	2	–	9
A. fimetarius	83	170	153	113	147	95	780
A. ictericus	–	1	–	–	–	–	1
A. merdarius	50	32	6	–	–	–	88
A. prodromus	17	8	2	–	–	–	27
A. punctatus	11	4	1	–	–	–	16
A. rufipes	93	144	178	41	3	1	460
A. rufus	48	103	139	54	3	–	299
A. sordidus	–	1	–	–	–	–	1
Total	311	509	508	236	167	97	1808

na 24 uur: 600 ex.; na 48 uur: 800 ex.; na 72 uur: 850 ex. en na 96 uur: 600 ex. Aphodius alleen nam al die tijd toe.

In Polen onderzocht Breymeyer (1974) schapemest op de aanwezigheid van Scarabaeidae. Adulten waren aanwezig van de 1e tot de 5e dag, waarna zich een afname inzette die ofwel voortduurde, ofwel tussen de 15e en de 30e dag omsloeg in een kleine toename (van 0,3 tot 0,9 ex. gemiddeld per hoop). Larven werden na 6 dagen aangetroffen en bleven daarna in aantal toenemen. Wanneer zij dezelfde gegevens uitdrukt in biomassa komt ze tot dezelfde konklusies.

Koskela & Hanski (1977) bespreken de successie van de gehele insektengemeenschap in koeiemest, die zij onderverdelen in carnivoren en coprofagen (=Hydrophilidae, Proteininae, Oxytelinae, Scarabaeidae: Geotrupes stercorosus en 18 soorten Aphodius). In hun onderzoek was het aantal soorten, het aantal individuen en de biomassa van de coprofagen maximaal na 2 dagen (wat biotoop betreft, afnemend van open veld via dennebos naar sparrebos; dit verschil tussen de biotopen verdwijnt later in de successie). Na die 2e dag namen alle drie de variabelen snel af (biomassa bijvoorbeeld met 75%). De diversiteit berekend uit het aantal individuen en uit de biomassa's is in het begin van de successie significant verschillend tussen de drie macrohabitats. Verschillen tussen de aantallen mestkevers worden in het begin van de successie toegeschreven aan de invloed van het macrohabitat en later in de successie aan seizoensinvloeden. Koskela & Hanski (1977) noemen de door hen waargenomen veranderingen een typisch voorbeeld van een heterotrofe successie, waarbij de beschikbare energiebronnen aan het begin het grootst zijn en dan langzaam afnemen. Ze onderscheiden drie fasen in de successie:

1. eerste 2 dagen, gekenmerkt door een snelle verandering.
2. een stabiele fase, die duurt tot ca.1 week na het begin.
3. een lange eindfase, beinvloed door het klimaat.

De studie van A.rufipes in koeiemest van Holter (1979) toont dat deze soort de mest direkt bevolkt en daar 4-6 dagen in wordt aangetroffen, terwijl er soms kleine aantallen aanwezig zijn in oudere mest. Hij suggereert dat de periode van aanwezigheid van de kevers (de 'beetle-days' uitgedrukt kan worden in een soort halveringstijd: 50% was verdwenen na 3,3 ± 0,25 dagen; 80% na 5,2 ± 0,42 dagen. De eieren en larven kwamen in pieken voor, nl. de eieren na 6 dagen, 1e instar larven na 9 dagen, 2e instar larven na 15 dagen en 3e instar larven na 21 dagen en geleidelijk afnemend.

Hanski (1980e) vergelijkt de successie van mestgemeenschappen in Finland en in Engeland. Hij doet dit met behulp van de 'successional mean occurrence' (SMO) gedefinieerd als: het gemiddelde van de kolonisatie-curve (die de aantal individuen van een soort, aanwezig in mesthopen van verschillende ouderdom, geeft). De SMO wordt uitgedrukt in dagen.

$$SMO = \sum_{i=1}^{n} P_i (t_i - t_{i-1}) / \sum_{i=1}^{n} P_i (t_i - t_{i-1})$$

waarin P_i het aantal individuen in mest van ouderdom t_i (dagen)
n het aantal monsterpunten.

Tussen beide gebieden vond hij geen verschil - behalve wat betreft een kleine klimaatsinvloed -, zodat interspecifieke verschillen in de successie evolutionair of ecologisch uitgelegd zullen moeten worden. De SMO toont geen constante verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes, maar wel tussen volwassen en onvolwassen vrouwtjes. In 4 soorten Aphodius kwamen adulte vrouwtjes in oudere keutels voor dan niet volwassen vrouwtjes, waarschijnlijk omdat de eerste langer in de mest aanwezig blijven (Hanski 1980d). Het langere verblijf van de volwassen vrouwtjes wordt verklaard doordat de eieren beter in oude hopen gelegd zouden kunnen worden en om het risico dat migratie met zich meebrengt te verminderen (Hanski 1980d: 15). Er blijkt voor Aphodius geen correlatie aantoonbaar te zijn tussen de SMO en de voorkeurstemperatuur voor migratie, en macrohabitat selektie, en grootte (dat laatste werd verwacht omdat migratie voor kleine soorten relatief meer energie kost dan voor grote soorten). Er is dus nog geen afdoende antwoord gevonden op de vraag waarom er interspecifieke verschillen in SMO voorkomen.

5.3. Successie in seizoenen.

Het voorkomen van mestkevers is seizoensgebonden (Schmidt 1935, White 1960). Voor de Nederlandse Aphodius-soorten zijn de maanden van voorkomen en de stadia van overwinteren samengevat in het systematische hoofdstuk 9. In het algemeen kan gesteld worden, dat op soortsniveau de maand (week) waarin gemonsterd wordt direkt de uitkomsten beinvloed. Hanski (1980b) bestudeerde de seizoensgebonden veranderingen in het aantal individuen van Aphodius en van de Hydrophilidae in eendere, ca. 1.5 km van elkaar verwijderde velden in de buurt van Oxford. Er bleken opmerkelijke intraspecifieke verschillen tussen de velden te kunnen voorkomen (zie ook Hanski 1980a, appendix). Dit moet veroorzaakt zijn door toeval, recente geschiedenis of interspecifieke interacties omdat het habitat en het voedsel (mest) geen grote, onderling verschillende veranderingen ondergaan in de loop van het jaar. Deze variatie in de tijd van voorkomen had geen correlatie met de ruimtelijke variatie in aantallen.

Sommige Aphodius soorten vertoonden een bimodaal optreden in het jaar, dus met twee aantalspieken in verschillende en gescheiden maanden. Hanski vermoedt dat dit voortkomt uit een polymorfisme in het overwinteringsstadium (intraspecifieke diversiteit), aangezien de kevers kunnen overwinteren als ei, 3e instar larve of als adult (2.2).

5.4. Tijd van de dag.

Holter (1979) vond bij observaties over A.rufipes in koeiemest da 'smorgens afgezette hopen aanzienlijk minder kevers bevatten (na 24 uu dan 's avonds afgezette hopen. A.rufipes vliegt 's nachts en zal waarschijnlijk de latere hopen gemakkelijker vinden, omdat er nog minder korstvorming heeft plaatsgevonden. Wanneer regenachtig weer korstvorming tegengaat, is het verschil tussen hopen van 'smorgens of 's middags niet aanwezig. De tijd van de dag waarop een mesthoop wordt afgezet kan dus invloed hebben op het aantal mestkevers (van A.rufipes). Of ditzelfde ook geldt voor andere mestsoorten die geen korstvorming vertonen, is niet duidelijk.

5.5. Macrohabitat.

Landin (1961) groepeert de mestkevers in drie kategorieën met betrekking tot hun voorkomen in verschillende habitats:

- Eurytope soorten, komen voor in alle habitats als er mest aanwez is.
- Oligotope soorten, geven de voorkeur aan één bepaald habitat (op of bedekt), hoewel ze onder ongunstige omstandigheden ku uitwijken naar minder voordelige plaatsen.
- Stenotope soorten, zijn beperkt tot schaduwrijke habitats.

Dezelfde indeling geldt voor larven, hoewel die niet oligotoop kunnen zijn omdat ze gebonden zijn aan het habitat waarin ze door de moeder geplaatst zijn. De eurytope en oligotope adulte kevers kunnen droge en hete tijden doorstaan door te vluchten naar meer bedekte en beschutte plaatsen. De meeste Aphodius soorten prefereren open land (Landin 1961, Rainio 1966, Hanski & Koskela 1977, 1979, Schmidt 1935) en slechts weini soorten komen meestal in de bossen voor (Schmidt 1935, Landin 1961). A.zenkeri is de enige bekende stenotope soort. Er is in bossen minder mest, die ook nog moeilijker te vinden is, maar hij droogt wel minder snel uit zodat de kevers er relatief langer in aanwezig blijven. De macrohabitat keuze is ondergeschikt aan andere faktoren als het klimaat en de ouderdom van de mest en het seizoen (Hanski & Koskela 1977,1979).

Over de invloed van het plantendek zijn geen gegevens bekend. De samenstelling van de grond onder de hoop is volgens Janssens (1943) belangrijk

want hij konstateerde dat sommige soorten hun normale voedsel niet bevolkten wanneer de ondergrond ongeschikt was. Schmidt (1935:319) daarentegen vond dat de meeste Aphodius soorten een indifferent gedrag tegenover de ondergrond vertoonden. Slechts weinig soorten echter kwamen voor op steen, kalk of puur zand.

6. Competitie en diversiteit.

6.1. Competitie.

De beperkte ruimte in een mesthoop wordt in de regel bewoond door vele mestkevers van verschillende soorten, die alle aangewezen zijn op hetzelfde voedsel. Bij een toenemend aantal individuen zal er eens een competitie voor ruimte en voedsel optreden. Landin (1961) berekende dat Aphodius imagines van 5-7 mm ongeveer 1 cm^3 mest per exemplaar nodig hadden, terwijl grotere soorten van 9-13 mm ongeveer 3-3,5 cm^3 innemen. Dit is resp. 30-70 maal en 25-30 maal het volume van het dier zelf. Het benodigde volume is voor een 3e instar larve 5 cm^3, en voor een 2e instar larve 2-3 cm^3. De experimenten van Landin (1961) toonden dat adulte kevers de mesthoop verlaten als de ruimte te klein wordt (d.w.z. als er teveel andere kevers in de mest zijn), waarschijnlijk door de herhaalde verstoringen of omdat ze elkaar dwingen te vertrekken. Onder gelijke omstandigheden dwingen ook larven elkaar uit de mesthoop, of ze bijten elkaar dood. Deze duidelijke competitie was niet intraspecifiek, maar veeleer individueel. Fluctuaties in aantallen kevers in mesthopen zullen derhalve meer afhankelijk zijn van abiotische faktoren dan van competitie (Landin 1961).

In de praktijk is het belang van competitie op de samenstelling van de kever gemeenschap in een mesthoop niet eenvoudig vast te stellen. De onregelmatige verdeling over het veld en de snelle kwaliteitsafname van de mesthopen zou kunnen bijdragen tot het tegelijk voorkomen van ecologisch eendere soorten (Hanski & Koskela 1977). Evenals Landin, vonden ook Hanski & Koskela (1978) dat een verhoogde interspecifieke concurrentie het aantal kevers in de hoop doet afnemen. De verschillende mestkever soorten zijn gewoonlijk niet alle tegelijk aanwezig in een mesthoop. Er is verdeling met betrekking tot seizoen, macrohabitat, type en ouderdom van de mest (hoofdstuk 5). Voor Aphodius blijkt het seizoen de belangrijkste niche dimensie te zijn, en meer van invloed op de verdeling van de soorten dan macrohabitat. Omdat er daarnaast duidelijke verschillen in grootte zijn, is er slechts zelden van interspecifieke interactie sprake (Hanski& Koskela 1979, Hanski 1980c).

6.2. Vijanden van Aphodius.

Zowel de larven als de imagines van Aphodius soorten staan voortdurend aan allerlei gevaren bloot. Ze worden algemeen aangevallen door staphiliniden en hydrophiliden, en waarschijnlijk door andere predatoren in de mesthoop (Schmidt 1935:326, Madle 1934:362, Hafez 1939, McDaniel et al.1971:228). De dieren hebben ook allerlei mijten en andere parasieten op hun lichaam (Madle 1934:363, Schmidt 1935:327, Hafez 1939:289, McDaniel et al. 1971:228). Vermeldenswaard is dat veel vogels de talrijke aphodinen uit de mest pikken (Schmidt 1935, Madle 1934, Koskela 1979:431). Sommige zoogdieren, als de das, wilde zwijnen en vleermuizen (Schmidt 1935) en mollen (Madle 1934:361) eten ook sporadisch mestkevers.

6.3. Diversiteit.

Het is niet duidelijk waarom er zoveel verschillende kevers in mest voorkomen en waarom er op een bepaalde plaats minder of meer soorten leven dan op een andere (Hanski 1980b). De verschillen zijn soms aanmerkelijk, ook al zijn ze gedeeltelijk terug te voeren naar verschillen in de abiotische faktoren. Wat de Scarabaeidae betreft, vond men in één veld 19 soorten in zuidelijk Finland (Hanski & Koskela 1977), 16 soorten in Engeland (Hanski 1980b), 14 soorten in Amerika (Kessler & Balsbaugh 1972), 103 soorten in zuidelijk Frankrijk en 100 soorten in Kenya (cf. Hanski 1980c), en meer soorten in Bulgarije dan in Polen (Breymeyer & Zacharieva-Stoilova 1975). In Engeland komen 44 soorten voor en het is niet duidelijk waarom tijdens de bemonstering bij Oxford niet meer dan 16 soorten werden verzameld (Hanski 1980b). De verklaring zal, volgens Hanski (1980b), te maken hebben met de intraspecifieke diversiteit - verschillen in de tijd van voorkomen van de individuen en de verschillende stadia van overwinteren binnen één soort (zie 2.2. en 5.3) -, en met de interspecifieke diversiteit - voornamelijk wat betreft verschillen in het seizoen van voorkomen (zie 2.2).

7. VLUCHT-AKTIVITEIT.

Landin (1968:8) definieert de volgende termen:

aktiviteit: beweging van mestkevers buiten de mest, d.w.z. locomotorische aktie.

vlucht aktiviteit: vliegen buiten de mest (gewoonlijk identiek aan aktiviteit).

De aktiviteit kan plaatsvinden op verschillende tijden, in het engels aangeduid als:

diurnal (overdag): tussen zonsopgang en zonsondergang.

nocturnal ('s nachts): tussen zonsondergang en zonsopgang.

diel: de dag in de zin van 24 uur, etmaal.

7.1. Tijd van vliegen.

Schmidt (1935:318) onderscheidde onder de mestkevers dag-en nacht-vliegers. Volgens hem, vliegen de meeste soorten overdag waarbij zonneschijn en windstilte byzonder aantrekkelijk zijn. A.rufipes en A.sordidus werden echter alleen in de schemering tot in de nacht vliegend aangetroffen. Dit zou te maken hebben met de 's avonds toenemende luchtvochtigheid. Ook A.zenkeri vloog alleen na zonsondergang omdat verse mest overdag niet opgezocht werd (Schmidt 1944).

Volgens Landin (1961:183) vindt de vluchtaktiviteit bij alle soorten gewoonlijk 's avonds of 's nachts plaats, hoewel overwinterende exemplaren soms overdag vliegen in de late herfst of vroege lente. De invloed van de abiotische faktoren op de vlucht werd uitgebreid bestudeerd door Landin (1968). De licht intensiteit is geen beslissende faktor voor vluchtaktiviteit. Mestkevers zijn voornamelijk fotonegatief, d.w.z. ze prefereren weinig of geen licht, maar ze kunnen zich aanpassen als de omstandigheden dat vereisen. A.lapponum en A.piceus bijvoorbeeld, die in het gebied van de middernachtszon leven, zijn vanwege hun temperatuur eisen verplicht op het midden van de dag, bij hoge lichtintensiteit te vliegen. Ze ondervinden kennelijk ook geen nadelige gevolgen van de atmosferische straling. Het dagritme is waarschijnlijk endogeen bepaald. Wanneer, onder normale condities, nacht en dag werden omgedraaid, bleven de kevers eerst hun oude ritme volgen, maar in de loop van 2-3 dagen veranderden ze hun schema geleidelijk en werden ze aktief bij donker (=dag) en inaktief in het licht (=nacht) (Landin 1968:155).

Mestkevers hebben een brede tolerantie zone voor extreme temperaturen (Landin 1961, zie cap.4). Indien mogelijk vliegen ze echter tussen de +14 en +17°C als de overige milieufaktoren ook optimaal zijn. Ze prefereren duidelijk hoge vochtigheid maar hebben ook op dat punt een brede tolerantiezone.

Normale vluchtaktiviteit wordt opgewekt door een combinatie van: verminderende lichtintensiteit, toenemende luchtvochtigheid en een verlagen van de temperatuur (binnen zekere grenzen). De temperatuur moet gezien worden als de belangrijkste faktor die aktiviteit induceert. Veranderingen in de lichtsterkte en in de vochtigheid van de omgeving zullen door de kevers in de mesthoop wel nauwelijks waargenomen kunnen worden (Landin 1961, 1968).

Koskela (1979) onderzocht de vluchtpatronen van de totale keverfauna in mest in zuidelijk Finland. Hij onderscheidt in het algemeen twee typen vluchtaktiviteit:

- unimodaal, waarbij de dieren gedurende één periode van de dag aktief waren.
- bimodaal, waarbij de dieren twee discrete (onderling gescheiden) aktiviteitsperioden vertoonden.

(Multimodale verspreidingen werden niet waargenomen.)

De 11 onderzochte Aphodius-soorten waren voornamelijk unimodaal, hoewel 4 een neiging tot bimodaliteit vertoonden. Zijn observaties wat betreft de tijden waarop de mestkevers vliegend voorkwamen verschillen iets van die van Landin (1961, 1968), met name zag hij de dieren vaak overdag aktief. Daarnaast is er de neiging tot bimodaliteit (bij A.distinctus, A.prodromus, A.merdarius en A.pusillus) in de lente en in de zomer (niet in de herfst), iets wat Landin niet vond. Koskela (1979:431) vermoedt dat de optimale vluchtcon ties in noordelijk Europa aanwezig zijn net voor, en enkele uren na zonsondergang: een temperatuur die hoog genoeg is samen met weinig wind. Een zwakke wind maakt migratie minimaal energie kostend terwijl predaterende vogels 's avonds minder aktief worden. Daarom zijn zomergeneraties met name op die tijd van de dag aktief. In Finland daalt de temperatuur vroeg in de lente en in de herfst gemiddeld al om 1600h onder de 10°C op koude dagen, en om 2100h op warmere dagen. Dit is te koud voor vluchtaktiviteit zodat er dan op het midden van de dag gevlogen moet worden (opgegeven grenzen waaronder geen aktiviteit: A.depressus 16,5°C, A.prodromus 11°C, A.merdarius 12°C, A.pusillus 16°C, A.fimetarius 13°C, A.distinctus 13,5°C, en A.ater 16,5°C).

Hanski (1980f) vraagt zich af of de bewegingen van de mestkevers een optimale energiehuishouding met zich meebrengt. Hij oppert de volgende voorspelling over de mate van immigratie naar en emigratie uit mesthopen.

Uit: Hanski 1980f: fig.1.

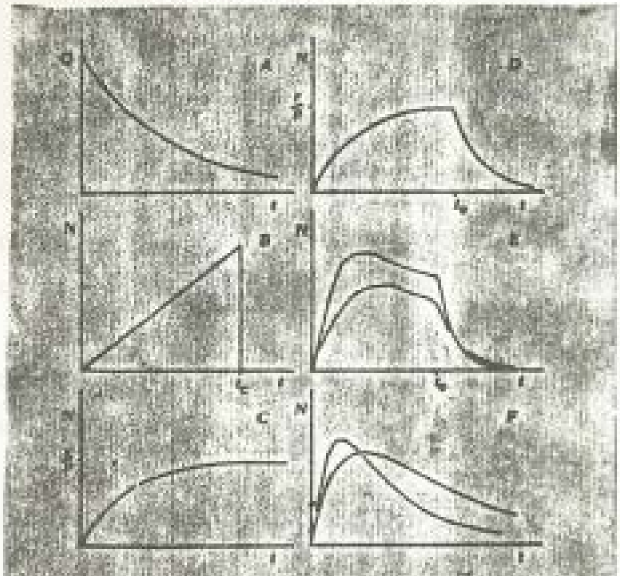


Fig. 1. The form of the functional relationships used in the text. A: Change in the quality of patches (Q) as a function of their age, equation (1). B: The predicted colonization curve (N (t)) from the optimal foraging model, hypothesis 1. C: The predicted colonization curve from the simplest hypothesis on the rates of immigration and emigration. D: As C, but assuming that old patches disappear. E: The predicted colonization curve from hypothesis 2a, equation (7). F: The predicted colonization curve from hypothesis 2b, equation (9).

Als de leeftijd van een meshoop minder is dan t_c (dat is het tijdstip waarop de kwaliteit van de mest voor de mestkever een kritische waarde heeft), dan is de mate van immigratie constant. Als $t > t_c$ is de immigratie afwezig. Emigratie vindt alleen plaats als $t = t_c$, dw.z. dat alle dieren tegelijk verdwijnen. Dit model, weergegeven in figuur 1c (Hanski 1980f, zie hiernaast), zou dus het optimale gebruik van dë beschikbare energie beschrijven.

Hanski geeft vervolgens twee modellen die de natuurlijke situatie zouden kunnen benaderen:

1. De mate van immigratie is constant (tot een bepaalde tijd), terwijl de emigratie afhankelijk is van de leeftijd van de mesthoop (figuur 1e).
2. De mate van emigratie is constant, waarbij de immigratie exponentieel toeneemt met de toenemende ouderdom van de mest (figuur 1f).

De gegevens over mestkevers ondersteunen de tweede hypothese. Dit is derhalve geen optimaal gebruik van de in de mesthopen aanwezige energie. Hanski poogt dit te verklaren, en besluit dat de kevers waarschijnlijk één eenvoudige i.p.v. een optimale gedragslijn hebben uitgeselekteerd.

7.2. Oriëntatie.

Schmidt (1935) en Landin (1961:181-183) zijn het erover eens dat mestkevers nieuwe mesthopen ontdekken en bereiken door op hun reuk te vertrouwen. De reukzin is in ieder geval sterk ontwikkeld (Balthasar 1964) en is morfologisch gelokaliseerd in de uiteinden van de antennae en de maxillaire palpen (Landin 1961:16,183). Licht is soms ook een aantrekkingskracht (Bogdanow 1901, Landin 1961, zie 4.2).

Er zijn verscheidene waarnemingen over de afstand waarop Aphodius soorten nog in staat zijn de mest te ontdekken. Madle (1934:382) zegt dat A.rufipes pas op 4 cm afstand in staat zou zijn een mesthoop te ruiken. Bogdanow (1901) vermeldt dezëlfde afstand voor larven. Dit schijnt echter onjuist te zijn. Schmidt (1935:313) vond dat vliegende A.distinctus in een straal van 6 meter een verse mesthoop konden waarnemen, en dat gold bij windstilte. Aphodius vliegt tegen de wind in, op ongeveer 1 meter hoogte, dus waar de geur het sterkst is (Schmidt 1935). In een experiment vond Landin (1961:182) dat de kevers zonder invloed van wind de mest op minimaal 40 cm konden ruiken (zijn apparaat

was niet groter). Hij vermoedt dat in de natuur de kevers zich over aanzienlijke afstanden verplaatsen. Hij nam bijvoorbeeld waar dat verse mest snel bevolkt werd door mestkevers op geisoleerde eilanden waar geen huisdieren werden gehouden (en waar dus geen locale Aphodius populatie was) en ook op vee vervoerende schepen. Een dergelijke opmerking maakt Rainio (1966), die mest plaatste in Calluna en Myrtillus bossen, waarheen de kevers vanaf de dichtstbijzijnde velden "a rather long distance through a dense forest" moesten afleggen.

De windsterkte heeft natuurlijk invloed op de afstand waarop een mesthoop ontdekt (geroken) kan worden. Zeer hevige wind kan echter de vluchtrichting veranderen of zelfs de aktiviteit geheel verhinderen (Landin 1968:163).

De landing op de mest wordt door Schmidt (1935:313-314) als volgt beschreven: De mestkever komt tegen de wind in aangevlogen, strekt zijn poten naar voren en legt zijn vleugels naar achteren. Meestal laten de dieren zich vallen op of in de buurt van de mesthoop. In het laatste geval wordt de resterende afstand kruipend (zo mogelijk ook tegen de windrichting in) afgelegd. Wanneer een kever de mesthoop voorbij gevlogen is, probeert hij ofwel door toeval zijn doel te vinden, of hij kiest weer de lucht, waarvoor hij eerst naar de top van een grasspriet klimt. Het kruipen gaat snel (waargenomen: 96 cm in 3 minuten).

7.3. Lange-afstands-vluchten.

In 7.2 is reeds vermeld dat mestkevers soms op grote afstanden een mesthoop kunnen opmerken. Lange-afstands vluchten binnen het ecologische verspreidingsgebied (bij Aphodius enkele tientallen vierkante kilometers) zijn interpreteerbaar ofwel als obligate migraties, ofwel als de som van meerdere korte-afstands vluchten (facultatieve migraties tussen mesthopen) (Hanski 1980a). Hanski (1980a) bestudeerde vluchten over grotere afstand van Aphodius en Hydrophilidae door de vangsten te vergelijken van een aantal velden buiten Oxford en van een station in het midden van Oxford, minstens 500 m van het dichtstbijzijnde veld met koeien of herten. Hoewel er wel verschillen waren in de tijd van voorkomen op de twee plaatsen en in de propertie van de volwassen vrouwtjes, konkludeert hij dat "there is no difference between short-distance and long-distance movements." Om het grotere aantal vrouwtjes onder de "migranten" te verklaren, stelt hij dat vrouwtjes kennelijk meer vliegen dan de rest, mogelijk omdat dit voor de reproduktie voordelig is.

7.4. Massa vluchten.

Mestkevers komen soms in zeer grote aantallen voor en worden dan in zwermen in de lucht aangetroffen. Williams et al. (1956) observeerden "slow movements of Aphodius contaminatus" in de Pyreneeën op ongeveer 1500 m hoogte in september/oktober 1953. Ze vermelden echter niet om welke aantallen het ging. In Nieuw-Zeeland werden in februari 1961 op een zeer warme dag duizenden A.tasmaniae in de lucht waargenomen, wat wordt verklaard als een plaatselijke en tijdelijke populatie explosie (Lowe 1961). Kuyten (1961) haalde in september 1961 in Drente uit 2 liter paardenmest ca.4500 A.distinctus naast 124 van andere Aphodius soorten. Heise (1972) rapporteert een "massavangst" (aantal?) van A.conspurcatus in paardemest in december (!) 1971 in Noord-Duitsland. Eveneens in Duitsland zag Roer (1968) op 18 april 1964 een plaatselijke migratie van kevers, die op 0.5 - 2.5 m boven de grond met een frontbreedte van 10 m met 22-100 individuen per minuut voorbijtrokken. Het waren voornamelijk A.fimetarius, die als imago overwinteren. Roer verklaart het verschijnsel als een vlucht van exemplaren die net uit hun winternest kwamen ("Nach-Diapause-Migration"), veroorzaakt door het warme weer op die dag. De waarneming van Williams et al. (1956) wordt door Roer als een "Vor-Diapause" vlucht aangeduid.

8. AKTIVITEIT IN DE MEST.

8.1. Thanatose.

Wanneer Aphodius kevers verstoord worden, stoppen ze alle beweging en trekken ze hun poten tegen het lijf - ze doen alsof ze dood zijn (Hafez 1939). Deze reflex heet thanatose en dient als bescherming tegen vijanden. De duur van deze houding is variabel, maar is meestal maximaal slechts enkele tientallen sekonden, hetgeen nog afneemt bij herhaling (Schmidt 1935). Hetzelfde gedrag is vastgesteld bij larven (Madle 1934:361).

8.2. Positie in de mest.

De mestkevers zijn soms vrij locaal in de mesthoop aanwezig. Dit geldt met name voor een koeieplak, die in drie lagen onderverdeeld kan worden (Lumaret 1975) met toenemende vochtigheidsgraad: korst, intermediaire zone en diepe zone. Voor paarde-en schapemest gaat deze zonering niet op. Koeiemest droogt langzaam uit, welk proces in een aantal fasen gesplitst kan worden (Lumaret 1975:269, Madle 1934:344, Mohr 1943). Onder normale omstandigheden betreft dit voornamelijk een droger worden van de onderste (natte) zone.

De preciese positie in de mest van larven en imagines varieert voornamelijk met de temperatuur en de vochtigheid (Landin 1961). Hafez (1939) bericht dat A.lividus in Egypte bij warm weer naar diepere (koelere en vochtigere) regionen kruipen. Volgens Madle (1934) bevinden de kevers zich in verse hopen voornamelijk aan de oppervlakte, omdat het meer naar de bodem te vochtig is; verder verschilt de positie per uur. Finné & Desière (1971) zeggen voor koeiemest dat ca.54% zich bevindt in de grond direkt onder de hoop en ca.46% in de hoop zelf, waarvan 2/3 in of zeer nabij de korst is. Christensen & Dobson (1976) daarentegen verdelen hun monsters als volgt (koeiemest, A.distinctus):

	range	gemiddeld	totaal	%
korst	0-620	77.5	1007	21.7
centrum	0-95	17.8	232	5.0
bodem	0-1679	261.4	3398	73.3
Totaal	0-2349	356.7	4637	100.0.

8.3. Invloed op de mesthoop.

Mestkevers vervullen drie functies in een mesthoop (Breymeyer 1974):

1. stimuleren van de ontwikkeling van ammonificerende bacterien en het tegengaan van de groei van fungi (d.w.z. vergroting van de N_2-circulati in het ecosysteem).
2. consumptie van mest, d.w.z. vasth uden van voedingsstoffen in lichaam.
3. begraven van mest (10% van de gevallen mest).

Hieraan moet toegevoegd worden dat de Aphodius kevers tijdens het eten grote tunnelsystemen in de mest aanleggen (Wingo et al. 1974, Sanders &Dobson 1966), waardoor het binnenste van de mest beter en sneller toegankelijk wordt voor andere insekten (McDaniel et al. 1971). In sommige gevallen komen er zoveel exemplaren in dezelfde hoop voor dat hij verandert in een amorfe massa (van de Laar & Slim 1979) of in stukken uiteenvalt (Mohr 1943, McDaniel et al. 1971, Merritt 1976, Merritt & Anderson 1977). In het laatste geval wordt de hoop ongeschikt voor bewoning door andere insekten, maar ook voor het opgroeien van de mestkever larven.

Zoals hierboven al werd aangeduid, hebben de mestkevers invloed op de populaties bacteriën en fungi in de mest. Volgens Breymeyer et al. (1975) veroorzaakten A.fimetarius en A.rufipes een groei van de bacterie-populatie en een afname van het aantal fungi (maar de resultaten verschilden nogal onderling, afhankelijk van het aantal kevers en van de duur van het experiment). De kevers versnellen dus de afbraak van de mest door bacteriegroei te stimuleren, hetgeen weer de stikstof-circulatie bevordert.

8.4. <u>Afbraak van de mest.</u>

Een mesthoop heeft een aanzienlijke invloed op het omliggende milieu: hij bedekt een stuk land voor lan gere tijd; hij bevordert de groei van bepaalde planten in de direkte omgeving; en hij is een broedplaats voor allerlei (schadelijke) insekten (Weeda 1967, Waterhouse 1974). Een snelle afbraak is voor de veeteelt voordelig om het grasland zo snel mogelijk weer voor begrazing geschikt te maken. Mestkevers in het algemeen spelen een belangrijke rol in dit proces omdat ze bijdragen tot de toegankelijkheid van de mest voor andere organismen; omdat ze de mest aktief de grond inbrengen wat een verhoogde fertiliteit van die plaats veroorzaakt; omdat ze de grond onder de mesthoop luchtiger maken zodat water gemakkelijker doordringt en omdat ze de mest verspreiden waardoor de afbrekende werking van de wind en regen toeneemt.(zie, bijvoorbeeld, de figuren in Waterhouse 1974:107, Hughes 1975:132 en Holter 1979a:396). De specifieke invloed van de <u>Aphodius</u> soorten die geen mestballen de grond in transporteren, zal hier met name besproken worden. Het meeste onderzoek is naar de afbraak van koeiemest gedaan.

De afbraaksnelheid is afhankelijk van het seizoen en dus van de klimatologische omstandigheden (Merritt & Anderson 1977). Weeda (1967) vond dat mest in de herfst na 1 tot 2 maanden verdwenen was, terwijl het in de lente en zomer 4-6 maanden duurde (dit zijn gemiddelden; de waarden varieerden van 0.5 tot 17 maanden). De tijd die een mestplak nodig had om geheel te verdwijnen was bij een Britse studie gemiddeld 113-115 dagen (Castle & MacDaid 1972). Het seizoen had echter een belangrijke invloed: het duurde in mei 131-133 dagen, in juni 109 dagen en in juli 79 dagen. Nakamura (1975a) vermeldt dat twee mesthopen van 400 ml in verschillende biotopen uitgezet in mei 14 en 15 maanden nodig hadden voor totale desintegratie, terwijl een derde hoop uit oktober 10 maanden nodig had.

Weeda (1967) noemt twee faktoren die de desintegratie van koeiemest beinvloeden:

- de vorming van een harde korst (vooral bij droog weer) vertraagt de afbraak omdat regen minder effect heeft;
- de consistentie van de mest.

Dit laatste punt wordt iets verduidelijkt door Nakamura (1975a), die toont dat de waterinhoud van mesthopen afgezet in mei eerst hoog is (80%), maar gedurende de eerste maand zeer snel afneemt (tot ca.60%) en daarna constant blijft; terwijl een mesthoop uit oktober vrijwel steeds een waterinhoud van 70-75% behield.

Mesthopen hebben slechts weinig invloed op de groei van gras, hoewel de vegetatie rondom de hopen minder wordt afgegraasd en

derhalve tussen de 5 en 10 cm hoger bleef dan in de direkte omgeving (Weeda 1967, Madle 1934:339). Het oppervlak van de niet gegeten vegetatie onder en rondom de mesthoop nam af van gemiddeld 2.63 vierkante voet (ca.0,25 m^2) na 1-2 maanden tot 0.84 vierkante voet (ca. 0,08 m^2) na 1 en jaar en na 2 jaar werd op de plek weer normaal gegraasd (Castle & MacDaid 1972).

De bovengenoemde schrijvers gaan niet in op de invloed van mestkevers op het afbraakproces. Nakumara (1975b) bestudeerde de fauna in en rond mesthopen en besloot dat vooral Coleoptera en Diptera de decompositie bevorderen. Breymeyer (1974) zegt dat imagines en larven van Aphodius en Ontophagus zich bewegen door de mest en in de direkt onder de hoop liggende grond. Zij berekende hoeveel mest door deze kevers naar de grond werd getransporteerd: A.fimetarius verplaatste 35 mg drooggewicht/individu/dag; voor Ontophagus fracticornis was dit 25 mg drooggewicht/individu/dag. Dit is per jaar berekend tussen de 3 en de 9 % van de gevallen mest. Volgens Hughes (1975) was de aktiviteit van Ontophagus en Proctophanes in Australië afhankelijk van de weersomstandigheden (weinig aktiviteit onder de 20°C of bij droogte), zodat de mate waarin de mest begraven of verstoord werd door de kevers nogal verschilde. Hij schatte dat gemiddeld 78% (range: 60-93%) van de geheel verstoorde mesthopen door deze kevers werd begraven. Sommige hopen werden echter aanzienlijk minder aangetast.

Holter (1977) beschrijft een experiment dat de invloed van A.rufipes larven op koeiemest kwantificeert. Deze larven graven verticale tunnels onder de mest, eerst een paar centimeter diep als schuilplaats bij gevaar en later als voorbereiding voor de verpopping. Hierdoor wordt mest naar de grond getransporteerd. De larven zorgen er ook voor dat de struktuur van de mest losser wordt. In het experiment bleek de gemiddelde afname van organisch materiaal door larvale aktiviteit 0,62 g per larve te zijn, dat is 3100 cal, dus 6,9 x de assimilatie (die 450 cal bedraagt, cf.Holter 1974). Er verdwijnt in het veld dus meer organisch materiaal dan aan het eten en uitscheiden van mest door larven toegeschreven kan worden. Dit verschil is te wijten aan de hoeveelheid mest die door de kevers in de grond begraven wordt (40% van de 0,62 g) en aan de stimulering van de aktiviteit van microörganismen. De aktiviteit van de larven had geen invloed op het werk van aardwormen (Lumbricus terrestris), hoewel een mogelijke verhoogde aantrekkingskracht niet werd getest.

Die interactie tussen Aphodius soorten en aardwormen werd nader bezien door Holter (1979a). In dit experiment verdwenen mesthopen in

het veld volkomen in 50 en 65 dagen (resp. in 1974 en 1977), dus de 75%-afbraaktijd bedroeg resp. 32 en 42 dagen. Gedurende de eerste 11-14 dagen verdwijnt 20-25% van het organisch materiaal door de aktiviteit van allerlei insekten. Het aandeel van Aphodius werd getest door sommige mesthopen 's nachts af te dekken waardoor Aphodius geweerd wordt. Bij deze hopen verdween 8-14 % organisch materiaal - het verschil moet veroorzaakt zijn door het foerageren en transporteren van Aphodius imagines en larven. Na de eerste twee weken was er in de hopen nog ca.170 g organisch materiaal over, wat in de volgende 40-50 dagen verdween. De invloed van bacteriën en nematoden is waarschijnlijk verwaarloosbaar klein. Aphodius larven nemen 60-70 g voor hun rekening. De rest van de afbraak moet aan de aktiviteit van aardwormen toegeschreven worden, die misschien door de aktiviteit van de kevers tot de mest aangetrokken werden, omdat hun aandeel in mesthopen zonder Aphodius kevers aanzienlijk minder was.

9. Ecologische gegevens over Nederlandse Aphodius.

Hieronder zijn specifieke gegevens voor de 44 in Nederland waargenomen soorten samengevat. De volgorde van de soorten is alfabetisch op soortsnaam, en niet systematisch omdat daarvoor enige taxonomische kennis nodig is om snel iets op te zoeken. Enkele veel gebruikte synoniemen zijn ook opgenomen. Bij elke soort worden, zover bekend, de volgende gegevens behandeld: wetenschappelijke naam (met subgenus tussen haakjes); een algemene aanduiding van de verspreiding in de wereld (grotendeels volgens Landin 1961) en in Nederland; het habitat (termen op p.35); het seizoen van voorkomen; overwinteringsstadium; voedsel; successie, waarmee in dit geval bedoelt is de ouderdom van de mest waarin de soort bij voorkeur voorkomt (gegevens hebben meestal betrekking op koeiemest; de cijfers van Hanski& Koskela 1977 zijn gemiddelden); de reproduktie en de afmetingen.

Het merendeel van deze gegevens is het resultaat van experimenten in bepaalde gebieden en het is niet duidelijk of ze ook algemeen gelden - het voorkomen in bepaalde maanden van het jaar bijvoorbeeld zal beinvloed worden door het klimaat. De studies van Hanski en van Koskela hebben betrekking op Finland, van Hanski (1980b) op Engeland, die van Landin op Zweden, die van White op Engeland, die van Breymeyer op Polen, die van Krikken op Nederland, die van Janssens op België, die van Rainio op zuidelijk Finland en die van von Lillienskiold op midden Duitsland. De owerige worden in de tekst gespecificeerd.

Genus Aphodius Illiger.

A. (Aphodius) aestivalis Stephens,1839 zie A.(A.) foetens.

A. (Plagiogonus) arenarius (Olivier, 1789).
Verbreid over geheel Europa. In Nederland bekend uit Gelderland en Limburg (Brakman 1966). Waarschijnlijk stenotoop, alleen op open en zandige grond. In mest van koe, schaap en soms paard. Overwintert als adult (Landin 1961).

A. (Agrilinus) ater (De Geer, 1774).
Verbreid over Europa en Siberië. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Friesland, Groningen en Drente (Brakman 1966). Lengte 5.0 mm, drooggewicht 6,38 ± 1,41 mg (n=10) (Koskela & Hanski 1977).
Habitat: warme zonnige plaatsen (von Lillienskiold 1978); open veld (Hanski & Koskela 1977); in het bos (Janssens 1943); eurytoop (Landin 1961).
Seizoen: april - september, vooral april-juni (White 1960, Hanski & Koskela 1977, Hanski 1980b); late zomer en herfst en april-mei, soms juni (Landin 1961); mei-september, weinig in augustus/september (Breymeyer 1974).
Voedsel: alle mest, soms compost (Landin 1961).
Succéssie: gemiddeld na 2,11 dagen (Hanski& Koskela 1977).
Overwinteren: als imago (Landin 1961, White 1960).
Reproduktie: eieren enkel (White 1960). Larven en pop in mest (White 1960).

A. (Agrilinus) borealis Gyllenhal, 1827.
Verbreid in holarctis. In Nederland bekend uit Friesland, Zuid-Holland en Zeeland (Brakman 1966). Lengte 4,1 mm, drooggewicht 1,9 mg (Koskela

& Hanski 1977).
Habitat: oligotoop, voornamelijk in de schaduw, soms open land (Landin 1961). Alleen in de schaduw (Rainio 1966). Larven ?stenotoop(Landin 1961
Seizoen: mei-augustus, zelden september-oktober (Hanski 1980b).
Voedsel: alle soorten mest (Landin 1961). Vooral mest van schaap, weinig van mens, koe en paard (Rainio 1966).
Successie: gemiddeld na 4,99 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als adult of 3e instar larve (Landin 1961).

<u>A. (Ammoecius) brevis</u> Erichson, 1848.
Wijd verbreid in Europa. In Nederland bekend uit Friesland, Overijssel, Gelderland, Utrecht, Noord Holland en Zuid Holland (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, vooral in bos, ook open gebieden en duinen (Landin 1961).
Seizoen: mei-september, vooral juni-augustus (Landin 1961).
Voedsel: mest van schaap, rendier, hert en koe (Landin 1961).
Overwintert: als 3e instar larve, zelden als adult (Landin 1961).
Successie: praktisch uitsluitend in oude, droge hopen (Landin 1961).

<u>A. (Orodalus) coenosus</u> (Panzer, 1798).
Verbreid in Europa en Noord Afrika. In geheel Nederland, behalve de drie noordelijke provincies (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, vooral open zandgrond (Landin 1961). Gevonden in bos (Janssens 1943, Krikken 1978).
Voedsel: mest van schaap en koe (Landin 1961), van hert en zwijn (Krikken 1978) en van de ree (Janssens 1943).
Seizoen: gevangen in april (Janssens 1943) en in juli (Hanski 1980b).
Overwintert: als adult (Landin 1961).

<u>A. (Volinus) conspurcatus</u> (Linnaeus, 1758).
Verbreid in Noord- en Centraal Europa en in Engeland. In Nederland alleen bekend uit Drente (Brakman 1966).
Habitat: Oligotoop, vooral in bos, zelden open land (Landin 1961). Meer in veld dan in bos, eurytoop (Rainio 1966). In veld (Hanski & Koskela 1977).
Seizoen: september-november en vroege lente- midden mei (Landin 1961). Van 10 augustus - oktober, vooral eind september-begin oktober (Rainio 1966). Vanaf maart, en augustus-september (White 1960).
Voedsel: Polyfaag, veel in mest van wild (Landin 1961). Met name in mest van paard (White 1960, Rainio 1966), ook van mens, schaap en zelden van koe (Rainio 1966). Larven in mest (White 1960).
Successie: gemiddeld 4,97 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als adult (Landin 1961) of als ei (White 1960).
Reproduktie: pop in grond, duur 19-29 dagen (15°C) (White 1960).

A. (Melinopterus) consputus Creutzer, 1799.
In Nederland bekend uit Zeeland en Limburg (Brakman 1966).

A. (Nimbus) contaminatus (Herbst, 1783).

Verbreid in Europa, Noord-Afrika, Klein Azië, Nabije Oosten. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: Eurytoop (Landin 1961).
Seizoen: augustus-november (Landin 1961); augustus-oktober, vooral september (Hanski 1980b); adult laat augustus - begin oktober, eieren september-mei, 1e instar larve mei-juni, 2e instar larve juni-half juli, 3e instar larve half juni-augustus, pop eind juli-augustus (White 1960:27). Eén generatie per jaar (White 1960).
Voedsel: alle soorten mest, vooral van paard (Landin 1961); in mest van schaap (White 1960), en van hert en zwijn (Krikken 1978).
Overwintert: als ei (Landin 1961, White 1960), zelden als imago (White 1960).

A. (Oromus) corvinus Erichson, 1848.
In Nederland voor het eerst gevonden in Susteren (Berger & Poot 1972), later ook bij Norg in Drente en in Dwingeloo (Krikken 1978).
Habitat: uitgesproken bossoort (von Lillienskiold 1978).
Seizoen: midden april-september, talrijk in begin september (Janssens 1943). Gevangen in maart-april 1970 (Berger & Poot 1972) en in september (Krikken 1978).
Voedsel: mest van hert (Kolbe 1905:405, Janssens 1943), van koe (von Lillienskiold 1978), van vos? (Krikken 1978) en in resten van strohalmen (Berger & Poot 1972).

A. (Acrossus) depressus (Kugelann, 1792).
Verspreid over holarctis. In Nederland bekend uit Gelderland en Limburg (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, vooral schaduwplaatsen (Landin 1961, Rainio 1966, Hanski & Koskela 1977).
Seizoen: half mei-september (White 1960); mei-augustus (Breymeyer 1974); met name juni (Hanski & Koskela 1977).
Voedsel: In alle soorten mest, vooral van schaap, zelden van paard (Rainio 1966, Landin 1961), vaak van wild (Landin 1961, Kolbe 1905).
Successie: gemiddeld na 0,502 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als adult (Landin 1961, White 1960).
Generaties: in Duitsland 2 generaties, waarvan de 2e als larve overwintert (Madle 1934).
Reproduktie: Eieren in groepen van 5-6 in grond (White 1960). Larven eten mest (White 1960). Pupa in grond of in mest (Madle 1934, White 1960).
Lengte 7,5 mm, droggewicht 12,7 ± 2,52 mg (n=2)(Koskela&Hanski 1977).

A. (Volinus) distinctus (Müller, 1776).
Verbreid in Europa en Noord Amerika. In Nederland in alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961), gevangen in bos (Krikken 1978).
Seizoen: eind februari - begin november, vooral eind maart/begin april en in september (Schmidt 1935). In Amerika niet van half juni-augustus (Mohr 1943), eerste gevangen op 30 september (Christensen&Dobson 1976).
Generaties: in Zweden 2 generaties (Landin 1961), in Amerika één (Christensen&Dobson 1976).
Voedsel: zeer polyfaag: alle soorten mest, afval etc. (Landin 1961). Larven in ontbindend materiaal, niet in mest (Landin 1961).
Overwintert: als imago (Schmidt 1935, Landin 1961, McDaniel & Balsbaugh 1968). Kan koude winters doorstaan in koeieplak (McDaniel & Balsbaugh 1968).
Reproduktie: vrouwtje legt eieren in lente (Christensen & Dobson 1976).

A. (Volinus) equestris (Panzer, 1798).
Verbreid in Europa en Klein Azië. In Nederland bekend uit Overijssel, Gelderland, Noord-en Zuid-Holland, Noord-Brabant en Limburg (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, vooral in bossen maar ook open land (Landin 1961). Geen voorkeur voor bossen (von Lillienskiold 1978). Gevangen in bos (Krikken 1978, Janssens 1943).
Seizoen: april-oktober, vooral mei-juni (Janssens 1943, Hanski 1980b).
Voedsel: polyfaag (Landin 1961), mest van koe (von Lillienskiold 1978) en van hert (Janssens 1943, Krikken 1978).
Overwintert: als adult (Landin 1961).

A. (Colobopterus) erraticus (Linnaeus, 1758).
In Nederland bekend uit Friesland, Overijssel, Gelderland, Utrecht, Zuid-Holland, Zeeland, Noord-Brabant en Limburg (Brakman 1966).
Seizoen: mei-september (Breymeyer 1974).
Voedsel: mest van koe (Valiela 1970), schaap (Breymeyer 1974), en van hert en zwijn (Krikken 1978).

A. (Agrilinus) fasciatus (Olivier, 1789).
Verbreid in Holarctis. In Nederland bekend uit Noord-Brabant (Brakman 1966), van de Hoge Veluwe (Berger & Poot 1972), van Hoenderloo en Dwingeloo (Krikken 1978).
Habitat: oligotoop, voornamelijk in schaduw, zelden in open veld (Landin 1961). Eurytoop, talrijker op open plaatsen dan in schaduw (Rainio 1966). Gevangen in bos (Krikken 1978, Berger & Poot 1972).
Seizoen: september-mei (Landin 1961). September (Hanski&Koskela 1977).

September-maart (Krikken 1978).
Voedsel: mest vooral van schaap, ook van koe en mens, zelden van paard (Rainio 1966). Mest van schaap, koe (Landin 1961) en van wild, nl. hert en wild zwijn (Landin 1961, Krikken 1978, Berger & Poot 1972).
Successie: gemiddeld na 6,69 dagen (Hanski & Koskela 1977, koeiemest).
Overwintert: als adult (Landin 1961).
Lengte 4,2 mm, drooggewicht 2,1 mg (Koskela & Hanski 1977).

A. (Aphodius) fimetarius (Linnaeus, 1758).
Verbreid over Holarctis. In Nederland in alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitát: eurytoop (Landin 1961), meer in open dan in beschaduwd gebied (Rainio 1966); voorkeur voor droge, zonnige hellingen (von Lillienskiold 1978).
Seizoen: gehele jaar van maart-november, met plaatselijk verschillen in aantal (Rainio 1966, Janssens 1943, Merritt&Anderson 1977, White 1960, Wingo et al.1974, Breymeyer 1974, Schmidt 1935, Hanski 1980 b, McDaniel et al.1971).
Voedsel: polyfaag, in alle soorten mest (Landin 1961) en soms op planten en paddestoelen (Ritcher 1958, McDaniel et al.1971, Rainio 1966).
Successie: ook in oude hopen (Landin 1961). Gemiddeld na 7.78 dagen (Hanski & Koskela 1977). In mest van meer dan 3 dagen oud (Mohr 1943).
Overwintert: als ei of imago (Mohr 1943, White 1960), in Zweden als adult, in Duitsland in alle stadia (Landin 1961).
Generaties: 2 generaties per jaar, die verschillen in hun reakties op temperatuur en vochtigheid (Landin 1961, cf. Hanski 1980b).
Reproduktie: eileg vanaf september (Mohr 1943) en in de lente. Eieren komen uit in de eerste helft van april; de eieren die overwinteren eerder dan de in de lente gelegde eieren (Christensen &Dobson 1977). Ei enkel in mest gelegd (White 1960). Larven eten in mest (White 1960). Pop in mest (White 1960, Mohr 1943) en in de grond (Christensen & Dobson 1977).
Lengte 6,8 mm, drooggewicht 9,45 ± 2,86 mg (n=25) (Koskela & Hanski 1977).

A. (Aphodius) foetens Stephens, 1830.
Verbreid in Europa en west Azië. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen en Utrecht (Brakman 1966).
Habitat: Oligotoop, vooral open land (Landin 1961, Rainio 1966), ook in bos (Rainio 1966, Janssens 1943, Hanski&Koskela 1977).
Seizoen: meestal juli-augustus, soms september (Landin 1961, Hanski 1980b Janssens 1943, Hanski&Koskela 1977). Soms in mei (Landin 1961).
Voedsel: alle soorten mest, met name van koe (Landin 1961); meer in mest van paard dan van koe en schaap (Rainio 1966); mest van ree (Janssens 1943), van hert en zwijn (Krikken 1978).

Successie: gemiddeld na 6,00 dagen (Hanski & Koskela 1977, 1 exemplaar).
Overwintert: als 3e instar larve, soms als imago (Landin 1961).
Lengte 7,1 mm, drooggewicht 11,0 mg (Koskela & Hanski 1977).

A. (Aphodius) foetidus, zie A.(A.) scybalarius.

A. (Teuchestes) fossor (Linnaeus, 1758).
In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: gevangen in open land (Hanski & Koskela 1977, v.Lillienskiold 19
Seizoen: mei-begin oktober, met piek in juni en eind augustus/september (Schmidt 1935) of vooral juni-augustus (Hanski 1980b).
Voedsel: bekend uit mest van koe (von Lillienskiold 1978, Valiela 1970) en van hert en wild zwijn (Krikken 1978).
Successie: gemiddeld na 6,81 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als imago (Schmidt 1935).
Lengte 10,8 mm, drooggewicht 40,19 ± 10,8 mg (n=13)(Koskela&Hanski 1977).

A. (Calamosternus) granarius (Linnaeus, 1767).
Cosmopoliet. In Nederland in alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961). Vooral droge, zonnige en lage weiden (von Lillienskiold 1978). In bos (Janssens 1943, Krikken 1978).
Seizoen: (augustus-) september-november en na overwinteren in april-mei (Landin 1961). In april-juli (Hanski 1980b).
Voedsel: zeer polyfaag, in alle mest en ontbindend materiaal (Landin 1961) In mest van koe (Valiela 1970), van ree (Janssens 1943) en van hert en wild zwijn (Krikken 1978).
Overwintert: als adult (Landin 1961).

A. (Teuchestes) haemorrhoidalis (Linnaeus, 1758).
Verbreid in holarctis. In Nederland bekend in alle provincies behalve Groningen en Drente (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961). In veld (Hanski & Koskela 1977), vooral op open weiden in bergen (von Lillienskiold 1978).
Seizoen: (mei), juni-augustus (Landin 1961). (Mei-), juni-juli (-september)(Breymeyer 1974). Mei-begin oktober, vooral juni-augustus (Wingo et al. 1974, Hanski 1980b).
Voedsel: alle soorten mest, larven in mest van koe, paard en schaap (Landin 1961). In mest van koe (Wingo et al.1974, von Lillienskiold 1978, Valiela 1970), van schaap (Breymeyer 1974), van hert en zwijn (Krikken 1978).
Successie: 1 exemplaar op 2e dag (Hanski& Koskela 1977). In mest van 1-3 en van 7 dagen oud (McDaniel et al.1971).
Overwintert: als 3e instar larve (Landin 1961).
Lengte 4,5 mm, drooggewicht 3,86 ± 1,10 mg (n=15)(Hanski&Koskela 1977).

A. (Bodilus) ictericus Laich, zie A.(B.) nitidulus (F.).

A. (Nialus) lividus (Olivier, 1789).
Cosmopoliet. In Nederland bekend uit Zuid- Holland (Brakman 1966) en van Hoenderloo (Krikken 1978).
Habitat: Eurytoop (Landin 1961).
Seizoen: gehele jaar, vooral april-juni (Hafez 1939).
Voedsel: polyfaag (Landin 1961), in mest van koe, paard, kameel, buffel, (Hafez 1939) en van hert (Krikken 1978).
Successie: immigratie direkt na defecatie (Snowball 1944).
Overwintert: als adult (Hafez 1939).
Reproduktie: uitgebreid behandeld door Hafez (1939): eieren in lente, vroege zomer en herfst, in koe/buffel mest, niet in paarde mest, komen uit na 2-4 dagen bij 25°C; larvale stadia in mest, april, mei en september; duur larvale ontwikkeling 6-9 dagen bij 23-26°C, en 5-8 dagen bij 30°C; pupa duurt 6-9 dagen bij 23-26°C, 4-6 dagen bij 30°C.

A. (Acrossus) luridus (Fabricius, 1775).
Verbreid in palearctis. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, ~~vooral open~~ gebieden (Landin 1961).
Seizoen: april-juni (Hanski 1980b), mei-juni (Breymeyer 1974).
Voedsel: alle soorten mest, vooral van koe en schaap (Landin 1961); in mest van hert en zwijn (Krikken 1978).
Overwintert: als adult (Landin 1961).

A. (Limarus) maculatus J.Sturm, 1800.
Verbreid in Noord-, Midden en Zuid-Europa. In Nederland eerste maal gevonden bij Norg in Drente (Kuyten 1962, Brakman 1966), later in het noorden van het land en op de Veluwe (Krikken 1978).
Habitat: gevangen in bos (Krikken 1978).
Seizoen: in juli (Kuyten 1962) en in Friesland veel in augustus-oktober (Krikken 1978).
Voedsel: mest van paard (Kuyten 1962, Krikken 1978) en van hert (Kolbe 1905:485, Krikken 1978).

A. (Esymus) merdarius (Fabricius, 1775).
Verbreid in Europa. In Nederland in alle provincies (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, voornamelijk open land (Landin 1961), of eurytoop (Rainio 1966).
Seizoen: april-oktober (Landin 1961).
Voedsel: alle soorten mest (Landin 1961). In mest van paard, varken, schaap, zelden van koe en mens (Rainio 1966), van ree (Janssens 1943).
Successie: gemiddeld na 1,95 dag (Hanski & Koskela 1977).
Lengte 4,1 mm, drooggewicht 1,57 ± 0,29 mg (n=10)(Koskela&Hanski 1977).

A. (Nialus) niger (Panzer,1797).
Verbreid in Europa en Azië. In Nederland bekend uit Overijssel, Gelderland en Limburg (Brakman 1966).
Habitat: vooral natte grond (Landin 1961).
Seizoen: april-mei en september-november (Landin 1961).
Voedsel: ontbindend materiaal (Landin 1961).
Overwintert: als imago (Landin 1961).

A. (Bodilus) nitidulus (Fabricius, 1792).
Verbreid in Europa, Noord Afrika en West Azië. In Nederland bekend uit Groningen, Zuid-Holland, Zeeland, Noord-Brabant, Limburg, Noord-Holland (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop, met name open land (Landin 1961).
Seizoen: juli-augustus (Landin 1961); augustus (Hanski & Koskela 1977).
Voedsel: mest van huisdieren (Landin 1961).
Successie: gemiddeld na 2,44 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als 3e instar larve (Landin 1961).
Lengte 4,9 mm, drooggewicht 3,8 mg (Koskela & Hanski 1977).

A. (Nimbus) obliteratus Panzer, 1823.
In Nederland bekend uit Gelderland, Utrecht, Noord-en Zuid-Holland, Noord-Brabant en Limburg (Brakman 1966).
Seizoen: in Engeland 1 exemplaar in april, talrijker in september tot oktober (Hanski 1980b).

A. (Volinus) paykulli Bedel, 1908.
Verbreid in Europa en Klein Azië. In Nederland bekend uit Overijssel, Gelderland, Utrecht, Noord-en Zuid-Holland, Noord-Brabant en Limburg (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, vooral bos of bosrand (Landin 1961). In bossen (Krikken 1978, von Lillienskiold 1978).
Seizoen: oktober-november, soms december en na overwinteren in maart-april (Landin 1961); 1 exemplaar in april (Hanski 1980b).
Voedsel: alle soorten mest (Landin 1961). Mest van koe (von Lillienskiold 1978), van hert en zwijn (Krikken 1978).
Overwintert: gewoonlijk als ei, zelden adult (Landin 1961).

A. (Volinus) pictus Sturm, 1805.
In Nederland in Friesland, Gelderland, Utrecht, Noord-Brabant en Limburg (Brakman 1966).
Voedsel: in paardenmest (Janssens 1943).

A. (Nialus) plagiatus (Linnaeus, 1767).
Verbreid over palearctis. In Nederland overal bekend behalve in de drie noordelijke provincies en in Limburg (Brakman 1966).
Habitat: in vochtige grond (Landin 1961, Loxton 1966).
Seizoen: april-mei (juni)(Landin 1961).
Voedsel: ontbindend materiaal, bacteriën, algen; nooit mest (Loxton 1966, Landin 1961).
Overwintert: als imago (Landin 1961).

A. (Amidorus) porcus (Fabricius, 1792).
Verbreid in Europa. In Nederland bekend uit Overijssel, Gelderland, Noord-en Zuid-Holland, Zeeland en Limburg (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961).
Seizoen: late herfst (Landin 1961). Exemplaren gevangen in september en oktober (Hanski 1980b).
Voedsel: mest van huisdieren en wild (Landin 1961).
Overwintert: mogelijk als ei (Landin 1961).
Reproduktie: eieren worden soms gelegd in nabijheid van broedbal van Geotrupes stercorarius (Chapman 1869, Klemperer 1978).

A. (Melinopterus) prodromus (Brahm, 1790).
Verbreid in holarctis. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961). Veel talrijker in open gebied dan in bos (Rainio 1966). Waargenomen in veld (Hanski & Koskela 1977) en in bos (Janssens 1943).
Seizoen: late herfst en vroege lente (Landin 1961); april-juli en september-oktober (Hanski 1980b); maart-mei en oktober (Janssens 1943); talrijk van 21 augsutus tot 16 oktober (Rainio 1966); gevonden in september (Kuyten 1962) en in begin april (von Lillienskiold 1978); veel in april-mei, minder juni-juli (White 1960).

Voedsel: alle soorten mest, ook kompost en ontbindende planten (Landin 1961). In mest van schaap, koe, paard en vooral van mens (Rainio 1966), van paard (Kuyten 1962, McDaniel & alsbaugh 1968), van koe (Valiela 1970, von Lillienskiold 1978), van schaap (White 1960), van ree (Janssens 1943) en van hert (Krikken 1943). Gevonden in rottende carabiden (Kearns 1929).
Successie: gemiddeld na 1,97 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als adult (Landin 1961, McDaniel & Balsbaugh 1968).
Reproduktie: eieren in de grond, enkel, april - begin augustus; larven en pupa niet in veld gevonden, mogelijk eten ze in de grond;

ontwikkeling: 1e instar juni-juli, 2e instar juni-augustus, 3e instar midden juni - begin september (White 1960).
Generaties: 1 per jaar (White 1960).
Lengte 5,6 mm, drooggewicht 4,37 ± 0,91 mg (n=20)(Koskela & Hanski 1977).

A. (Melinopterus) pubescens Sturm, 1800.
In Nederland gevonden in Limburg (Brakman 1966).

A. (Orodalus) pusillus (Herbst, 1789).
Verbreid in Europa en Noord Azië. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961). Praktisch alleen in open veld (Rainio 1966, Hanski &Koskela 1977); vooral lage weiden (von Lillienskiold 1978); in bos (Janssens 1943, Krikken 1978).
Seizoen: herfst/april-juni en juli-augustus, 2 generaties (Landin 1961); april-september, vooral mei-juni (Hanski 1980b); mei-juni en minder augustus-september (Breymeyer 1974); in april, mei en juli (Janssens 1943).
Voedsel: alle soorten mest (Landin 1961). Vooral mest van schaap, ook van koe,paard,varken en mens (Rainio 1966, Breymeyer 1974), van ree (Janssens 1943) en van hert en zwijn (Krikken 1978).
Successie: gemiddeld na 2,86 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als adult (Landin 1961).
Lengte 1,78 mm; drooggewicht 1,78 ± 0,46 mg (n=15)(Koskela & Hanski 1977).

A. (Orodalus) quadrimaculatus (Linnaeus, 1766).
In Nederland gevonden in Utrecht en Limburg (Brakman 1966).

A. (Bodilus) rufescens, zie A.(B.) rufus.

A. (Acrossus) rufipes (Linnaeus, 1758).
Verbreid in Holarctis. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961, Rainio 1966).
Seizoen: juni - september (White 1960, Hanski 1980b, Hanski & Koskela 1977); midden mei - midden september, vooral in midden juli-midden augustus (Holter 1979). Ook in oktober (Hanski 1980b, Janssens 1943).
Voedsel: alle soorten mest (Landin 1961, Rainio 1966). Mest van koe (von Lillienskiold 1978, Hanski 1980b), schaap (White 1960, Breymeyer 1974), van ree (Janssens 1943) en van hert en zwijn (Krikken 1978).
Successie: gemiddeld na 2,52 dagen (Hanski & Koskela 1977). Vooral eerste dagen (figuur in Holter 1979).
Overwintert: als 3e instar larve, zelden als imago (Landin 1961); als 3e instar larve, adult en prepupa (White 1960).

Reproduktie: vooral beschreven door White (1960) en Klemperer (1980). Eieren worden in mest of in de grond, in groepjes, gelegd; van juli-september aanwezig; duur 5 dagen voor uitkomen bij 18°C, of 8 dagen bij 10-18°C. Larven eten in de mest. De ontwikkeling van de 1e en 2 e instar larven duurt elk 3-4 dagen, van de 3e instar 14-17 dagen bij 18°C, of 24 dagen bij 10-12°C, of totaal 3-5 weken (Holter 1979). Hierna prepupa en verpopping, in de grond; duur 3-4 weken bij 18°C. Larven zijn aanwezig als 1e instar midden juli-begin oktober, 2e instar eind juli-midden oktober, 3e instar van begin augustus tot midden juni van het volgende jaar, en de pupa in mei en juni. De nieuwe imagines leggen opnieuw eieren na ca.#2 dagen.

<u>A. (Bodilus) rufus</u> (Moll, 1782).
Verbreid in Europa, Siberië en Israël. In Nederland bekend uit alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: eurytoop (Landin 1961, Rainio 1966). Op bergen, in de vlakte vooral op zonnige plaatsen (von Lillienskiold 1978).
Seizoen: juli-september, minder oktober (Landin 1961, Breymeyer 1974, Janssens 1943); vooral talrijk begin juli (Rainio 1966).
Voedsel: alle soorten mest, larven in mest van koe en schaap (Landin 1961); mest van schaap, ook van koe, zelden van paard, mens en varken (Rainio 1966); mest van schaap (Breymeyer 1974), paard (Kuyten 1962, Janssens 1943), van koe (von Lillienskiold 1978), van ree (Janssens 1943), van hert en zwijn (Krikken 1,'8).
Successie: gemiddeld na 3,74 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als 3e instar larve of adult (Landin 1961).
Lengte 6,3 mm, drooggewicht 6,9 mg (Koskela & Hanski 1977).

<u>A. (Biralus) satellitus</u> (Herbst, 1789).
In Nederland gevonden in Zeeland en Limburg (Brakman 1966).

<u>A. (Trichonotulus) scrofa</u> (Fabricius, 1787).
Verbreid in Europa, Centraal Azië en Noord Amerika. In Nederland bekend uit Gelderland, Utrecht, Noord-en Zuid-Holland, Zeeland, Noord-Brabant en Limburg (Brakman 1966).
Habitat: stenotoop, alleen open land op zandige grond (Landin 1961); gevangen in bos (Janssens 1943).
Voedsel: mest van koe, schaap, paard, mens (Landin 1961) en van ree (Janssens 1943).
Seizoen: mei-juni (Landin 1961), in april (Janssens 1943).
Overwintert: als adult (Landin 1961).

<u>A. (Aphodius) scybalarius</u> (Fabricius, 1781).
Verbreid in zuidelijk en westelijk Europa. In Nederland in alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).

Habitat: open land (Landin 1961).
Seizoen: april-augustus, soms september (Landin 1961, Hanski 1980b).
Voedsel: mest van koe en paard (Landin 1961).
Overwintert: als adult of 3e instar larve (Landin 1961).

A. (Bodilus) sordidus (Fabricius, 1775).
Bekend in noord Palearctis. In Nederland in alle provincies behalve Groningen (Brakman 1966).
Habitat: oligotoop, vooral open, zandig terrein, zelden in schaduw (Landin 1961). Eurytoop, meer in open land dan in schaduw (Rainio 1966). In open veld (Hanski & Koskela 1977).
Seizoen: (juni-) juli-augustus (Landin 1961); in augsutus (Hanski & Koskela 1977); van 21 juni-10 augustus, vooral 1-21 juli (Rainio 1966).
Voedsel: alle mest (Landin 1961); vooral mest van paard, zelden van koe of schaap (Rainio 1966).
Successie: gemiddeld na 1,33 dagen (Hanski & Koskela 1977).
Overwintert: als 3e instar larve (Landin 1961).
Lengte 6,7 mm, drooggewicht 8,8 mg (Koskela & Hanski 1977).

A. (Melinopterus) sphacelatus (Panzer, 1798).
Verbreid in palearctis. In Nederland bekend uit alle provincies behalve de drie noordelijke (Brakman 1966).
Habitat: verschillende plaatsen (Landin 1961).
Seizoen: late herfst en vroege lente (Landin 1961); vooral eind april en begin mei, ook in juni (White 1960); april-juni september-oktober (Hanski 1980b); mei-juni, zelden september (Breymeyer 1974); massavlucht in april (Roer 1968).
Voedsel: alle soorten mest, ook ontbindende planten (Landin 1961). Mest van schaap (Breymeyer 1974, White 1960), koe (Hanski 1980b), ree (Janssens 1943), hert en zwijn (Krikken 1978).
Overwintert: als adult (White 1960, Landin 1961).
Reproduktie: eieren in de grond, enkel gelegd; larven en pop in veld niet gevonden, waarschijnlijk in de grond (White 1960).

A. (Volinus) sticticus, zie A.(V.) equestris.

A. (Colobopterus) subterraneus (Linnaeus, 1758).
In Nederland bekend uit Friesland, Gelderland, Noord-en Zuid-Holland, Noord-Brabant en Limburg (Brakman 1966).
Habitat: gerapporteerd uit bos (Janssens 1943).
Seizoen: 1 exemplaar gevangen in september (Janssens 1943).
Voedsel: mest van paard (Ritcher 1958) en van ree (Janssens 1943), soms vernietigt hij paddestoelen (Ritcher 1958).

A. (Volinus) tessulatus, zie A.(V.) paykulli.

A. (Amidorus) tomentosus (Müller, 1776).
Verbreid in Noord en Centraal Europa en in Siberië. In Nederland alleen bekend uit Zuid-Holland (Brakman 1966).
Habitat: open land (Landin 1961).
Seizoen: mei (Landin 1961).
Voedsel: mest van koe en schaap (Landin 1961).

A. (Limarus) zenkeri Germar, 1813.
Verbreid in Europa. In Nederland gevonden in Hoenderloo en bij Oudemirdum in Gaasterland (Krikken 1978).
Habitat: stenotoop, alleen in bos (Landin 1961).
Seizoen: eind juni-begin september (Schmidt 1944); 15 juli-9 september, vooral 29 juli-19 augustus (Janssens 1943); gevangen op 18 augustus en 4 september (Hansen 1964) en in juli (Krikken 1978).
Voedsel: mest van wild (Schmidt 1944), van hert (Krikken 1978, Landin 1961, Kolbe 1905, Janssens 1943), ook van koe (Landin 1961) en van paard (Krikken 1978) en van schaap (Landin 1961).
Successie: vooral in mest van een paar dagen (Schmidt 1944).
Overwintert: 3e instar larve (Landin 1961, Schmidt 1944).
Reproduktie: eieren alleen of in groepjes van 2-3 afgezet in begin september; larven van juni-augustus, ontwikkelen zich 4-6 weken; pupa in mei (Schmidt 1944).

Bibliografie

Balthasar, V., 1963-64. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region. Coleoptera: Lamellicornia. Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag. I, pp. 1-391 (1963); III, pp. 1-652 (1964).

Berger, C.J.M. & P.Poot, 1972. Nieuwe en zeldzame soorten voor de Nederlandse keverfauna, II. Entomologische Berichten, 32: 26-32, 1 f.

Blume, Richard R., 1970. Insects associated with bovine droppings in Kerr and Bexar counties, Texas. Journal of Economic Entomology, 63 (3): 1023-1024.

------, 1972. Additional insects associated with bovine droppings in Kerr and Bexar counties, Texas. Journal of Economic Entomology, 65 (2): 621.

Bogdanow, E.A., 1901. Zur Biologie der Coprophagen. Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, 6: 35-41.

Brakman, P.J., 1966. Lijst van Coleoptera uit Nederland en het omliggende gebied. Monographieën van de Nederlandsche Entomologische Vereeniging 2: i-x, 1-219.

Breymeyer, Alicja, 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountains (the Carpathians), XI. The role of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the utilization of sheep dung. Ekologia Polska, 22 (3/4): 617-634, figs.1-9, tabs.1-6.

------ ; H. Jakubczyk & E.Olechowicz, 1975. Influence of coprophagous arthropods on microorganisms in sheep feces - laboratory investigation Bulletin de l'Académie polonaise des sciences, série sciences biologiques, cl.II, 23: 257-262, figs.1-4, 1 tab.

------ & B.Zacharieva-Stoilova, 1975. Scarabaeidae in two mountain pastures in Poland and Bulgaria. Bulletin de l'Académie polonaise des sciences, série sciences biologiques, cl.II, 23: 173-180, fig.1, tabs.1-7.

Carne, P.B., 1956. An ecological study of the pasture scarab Aphodius howitti Hope. Australian Journal of Zoology, 4 (3): 259-314, pls.1-2, figs.1-13, tabs.1-9.

Castle, M.E. & Elizabeth MacDaid, 1972. The decomposition of cattle dung and its effect on pasture. Journal of the British Grassland Society, 27: 133-137, tab.1.

Chapman, T.Algernon, 1869. Aphodius porcus, a cuckoo parasite on Geotrupes stercorarius. Entomologist's Monthly Magazine, 5: 273-276.

------, 1870. Further note on the parasitism of Aphodius porcus. Entomologist's Monthly Magazine, 6: 230-231.

Charpentier, R., 1968. Élevage aseptique d'un coléoptère coprophage: Aphodius constans Duft (Col., Scarabaeidae). Annales des Épiphyties, 19: 533-538, fig.1, tabs.1-2.

Christensen, Christian M. & R.C.Dobson, 1976. Biological and ecological studies on Aphodius distinctus (Mueller) (Coleoptera: Scarabaeidae). American Midland Naturalist, 95: 242-249, figs.1-2, tabs.1-2.

_____ & _____, 1977. Biological studies of Aphodius fimetarius (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). Journal of the Kansas Entomological Society, 50 (1): 129-134, tabs.1-2.

Finné, D. & M. Desière, 1971. Étude synécologique des bouses de Bovidés, I. - Évolution estivale de la biomasse des Coleoptères en fonction du vieillissement des bouses. Revue d'écologie et de biologie du sol, 8: 409-417, figs.1-3, tabs.1-2.

Hafez, M., 1939. The life history of Aphodius lividus Oliv. (Coleoptera: Scarabaeidae). Bulletin de la Société Fouad Ier d'Entomologie, 23: 288-300, figs.1-9.

Hansen, Karl, 1964. Apodius zenkeri Germ. Entomologische Blätter, 60: 137.

Hanski, Ilkka, 1980a. Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. Oikos, 34 (3): 293-310, figs.1-14, tabs.1-5.

_____, 1980b. Spatial variation in the timing of the seasonal occurrence in coprophagous beetles. Oikos, 34 (3): 311-321, figs.1-3, tabs.1-3.

_____, 1980c. The community of coprophagous beetles (Coleoptera , Scarabaeidae and Hydrophilidae) in northern Europe. Annales Entomologici Fennici, 46: 57-73, figs.1-12, tabs.1-5.

_____, 1980d. Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. Annales Zoologici Fennici, 17: 11-16, fig.1, tabs.1-3.

_____, 1980e. Patterns of beetle succession in droppings. Annales Zoologici Fennici, 17: 17-25, figs.1-5, tabs.1-3.

_____, 1980f. Movement patterns in dung beetles and in the dung fly. Animal Behaviour, 28 (3): 953-964, figs.1-2, tab.1.

_____ & Hannu Koskela, 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. Oecologia (Berlin), 28: 203-231, figs.1-12, tabs.1-5.

_____ & _____, 1978. Stability, abundance, and niche width in the beetle community inhabiting cow dung. Oikos, 31: 290-298, figs.1-4, tabs.1-2.

_____ & _____, 1979. Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera). Annales Entomologici Fennici, 45 (1): 1-12, figs.1-2, tabs.1-7.

Hayes, W.P., 1930. Morphology, taxonomy, and biology of larval Scarabaeoidea. Illinois Biological Monographs, 12 (2): 1-119, pls.1-15.

Heise, E., 1972. Aphodius conspurcatus L.- Massenfund in Hamburg. Bombus, 2 (52): 208.

Holter, P., 1974. Food utilization of dung-eating Aphodius larvae Scarabaeidae). Oikos, 25: 71-79, figs.1-6, tabs.1-5.

-----, 1975. Energy budget of a natural population of Aphodius rufipes larvae (Scarabaeidae). Oikos, 26: 177-186, figs.1-9, tabs.1-3.

-----, 1977. An experiment of dung removal by Aphodius larvae (Scarabaeidae) and earthworms. Oikos, 28: 130-136, fig.1, tabs.1-4.

-----, 1979a. Effect of dung-beetles (Aphodius ssp.) and earthworms on the disappearance of cattle dung. Oikos, 32: 393-402, figs.1-5, tabs. 1-3.

-----, 1979b. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle Aphodius rufipes (L.)(Scarabaeidae). Ecological Entomology, 4: 317-326, figs.1-5, tabs.1-3.

Hughes, R.D., 1975. Assessment of the burial of cattle dung by Australian dung beetles. Journal of the Australian entomological Society, 14: 129-134, figs.1-6.

Janssens, André, 1943. Contribution à l'étude des Coleoptères lamellicornes coprophages, X. Note sur des Lamellicornes coprophages de la faune belge. Bulletin du Muséum royal d'histoire naturelle de Belgique, 19 (58): 1-12, pls.1-2, figs.1-3.

Jerath, Manohar Lal, 1960. Notes on the larvae in nine genera of Aphodiinae in the United States (Coleoptera: Scarabaeidae). Proceedings of the United States National Museum, 111 (3425): 43-95, figs.1-89.

----- & Paul O. Ritcher, 1959. Biology of Aphodiinae with special reference to Oregon (Coleoptera: Scarabaeidae). Pan-Pacific entomologist, 35 (4): 169-175.

Kearns, H.G.H., 1929. Chemiotaxis and Aphodius prodromus. Entomologist's Monthly Magazine, 65: 204-205.

Kessler, Howard & Edward U. Balsbaugh, jr., 1972. Succession of adult coleoptera in bovine manure in East Central South Dakota. Annals of the Entomological Society of America, 65 (6): 1333-1336, fig.1, tabs.1-2.

Klemperer, H.G., 1978. The repair of larval cells and other larval activities in Geotrupes spiniger Marsham and other species (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecological Entomology, 3: 119-131.

-----, 1980. Kleptoparasitic behaviour of Aphodius rufipes (L.) larvae in nests of Geotrupes spiniger Marsh. (Coleoptera, Scarabaeidae). Ecological Entomology, 5: 143-151, figs.1-2, tabs.1-3.

Kolbe, H.J., 1905. Ueber die Lebensweise und die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier. Zoologische Jahrbücher, Supplement 8: 475-594, pls.17-19.

Koskela, Hannu, 1979. Patterns of diel flight activity in dung-inhabiting beetles: an ecological analysis. Oikos, 33: 419-439, figs.1-8,tabs.1-3.

------ & I. Hanski, 1977. Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. Annales Zoologici Fennici, 14: 204-223, figs.1-14.

Krikken, J., 1978. Interessante Aphodius-soorten (Coleoptera: Scarabaeoidea) uit mest van Nederlands grofwild. Zoologische Bijdragen, 23: 137-147, pl.1, figs.1-4, tabs.1-2.

Kuyten, P., 1962. Mededelingen over het genus Aphodius (Col., Scarab.). Entomologische berichten, 22: 214-216.

Laar, J.A.J. van de & P.A. Slim, 1979. Veranderingen in flora en vegetatie van de verlaten landbouwgronden in het CRM-Reservaat Baronie Cranendonck na vijf jaar begrazing door IJslandse pony's (1972-1977). RIN-Rapport 79/13, pp.[i-ii], 1-70. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.

Landin, Bengt-Olof, 1961. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). Opuscula Entomologica, supplementum 19: 1-228.

------, 1968. The diel flight activity of dung-beetles (Coleoptera Scarabaeidae). A study of the influence of environmental factors, with particular reference to the light. Opuscula Entomologica, supplementum 32: 1-172, figs.1-54, tabs.1-77.

Lillienskiold, Ruth von, 1978. Faunistische und ökologische Untersuchungen an kotbewohnenden Insekten im Umkreis von Bonn. Dechenia, 131: 155-165, fig.1, tabs.1-3.

Lowe, A.D., 1961. Aphodius tasmaniae Hope in Canterbury. New Zealand Entomologist, 2 (6): 1-2.

Loxton, R.G., 1966. Notes on the biology and feeding of Aphodius plagiatus (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). Entomologist, 99: 91-97, figs.1-3, tab.1.

Lumaret, Jean-Pierre, 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'Aphodius (Agrilinus) constans Duft. (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. Vie et Milieu, sér.C: Biologie terrestre, 25 (2): 267-282, figs.1-5.

McDaniel, B. & Edward U.Balsbaugh, jr., 1968. Bovine manure as an overwintering medium for Coleoptera in South Dakota. Annals of the Entomological Society of America, 61 (3): 765-768, tab.1.

McDaniel, B., L.Boddicker & E.U.Balsbaugh, jr., 1971. Coleoptera inhabiting bovine manure in a pasture on big Sioux river flood plain in South Dakota. Proceedings of the South Dakota Academy of Science, 50: 220-237, tabs.1-2.

Machatschke, Johann Walter, 1969. Familienreihe Lamellicornia. Pp.265-371 in: Freude, H., K.W.Harde & G.A.Lohse, Die Käfer Mitteleuropas, 8: Teredilia, Heteromera, Lamellicornia. Goecke & Evers, Krefeld, pp. 1-388.

Madle, Heinz, 1934. Zur Kenntnis der Morphologie, Oekologie und Physiologie von Aphodius rufipes Lin. und einigen verwandten Arten. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere, 58: 303-396, figs.1-32.

——, 1935-36. Die Larven der Gattung Aphodius I. (1 und 2). Arbeiten über physiologische und angewandte Entomologie aus Berlin-Dahlem, 2 (4): 289-304, pl.3, figs.1-5; en 3 (1): 1-20.

Merritt, Richard W., 1976. A review of the food habits of the insect fauna inhabiting cattle droppings in North Central California. Pan-Pacific Entomologist, 52 (1): 13-22, tab.1.

—— & John R. Anderson, 1977. The effects of different pasture and rangeland ecosystems on the annual dynamics of insects in cattle droppings. Hilgardia, 45 (2): 31-71, figs.1-15, tabs.1-6.

Mohr, Carl O., 1943. Cattle droppings as ecological units. Ecological Monographs, 13: 275-298, figs.1-4.

Moore, Ian, 1954. An efficient method of collecting dung beetles. Pan-Pacific Entomologist, 30: 208.

Nakamura, Yoshio, 1975a. Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture, 2. Disappearance of cow dung. Pedobiologia, 15: 129-132, figs.1-2.

——, 1975b. Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture, 3. Disappearance of cow dung and associated macrofaunal succession. Pedobiologia, 15: 210-221, figs.1-8, tabs.1-2.

Rainio, Mikko, 1966. Abundance and phenology of some coprophagous beetles in different kinds of dung. Annales Zoologici Fennici, 3: 88-98, figs.1-6, tabs.1-6.

Ritcher, Paul O., 1958. Biology of Scarabaeidae. Annual Review of Entomology, 3: 311-334, tabs.1-2.

—— & H.E. Morrison, 1955. Aphodius pardalis Lec., a new turf pest. Journal of Economic Entomology, 48: 476.

Roberts, C.H., 1884. [Collection notes.] Bulletin Brooklyn Entomological Society, 7: 77-79.

Roer, Hubert, 1968. Ueber die biologische Bedeutung der Massenflüge von Käfern der Gattung Aphodius (Col.Scarabaeidae). Dechenia, 120: 367-368.

Sanders, D.P. & R.C. Dobson, 1966. The insect complex associated with bovine manure in Texas. Annals of the Entomological Society of America, 59 (5): 955-959.

Schmidt, Günther, 1935. Beiträge zur Biologie der Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Stettiner entomologische Zeitung, 96: 293-350.

-----, 1944. Bemerkungen über die Entwicklungsweise der Aphodiinen, besonders des Aphodius Zenkeri Germ. Mitteilungen entomologische Gesellschaft Halle (Saale), 20: 18-20.

Snowball, G.J., 1944. A consideration of the insect population associated with cow dung at Crawley, W.A. Journal of the Royal Society of Western Australia, 28: 219-245, figs.1-12.

Sopp, E.J.B., 1898. Habits of Heptaulacus testudinarius. Entomologist's Monthly Magazine, 34: 114-115.

Valiela, Ivan, 1970. The Arthropod fauna of bovine dung in Central New York and sources on its natural history. Journal of the New York Entomological Society, 77 (4): 210-220, tabs.1-2.

Waterhouse, D.F., 1974. The biological control of dung. Scientific American, 230 (4): 100-109, 11 figs.

Weeda, W.C., 1967. The effect of cattle dung patches on pasture growth, botanical composition and pasture utilisation. New Zealand Journal of Agricultural Research, 10: 150-159, tabs.1-7.

White, E., 1960. The natural history of some species of Aphodius (Col., Scarabaeidae) in the Northern Pennines. Entomologist's Monthly Magazine, 96: 25-30, figs.1-3, tabs.1-6.

Williams, C.B., I.F.B. Common, R.A. French, V. Muspratt & M.C. Williams, 1956. Observations on the migration of insects in the Pyrenees in the autumn of 1953. Transactions Royal Entomological Society of London, 108: 385-407, pls.1-11, figs.1-4.

Wingo, C.W., G.D. Thomas, G.N. Clark & C.E. Morgan, 1974. Succession and abundance of insects in pasture manure: relationship to face fly survival. Annals of the Entomological Society of America, 67: 386-390, figs.1-2.

Koeien op de Veluwe. De gedachte alleen al joeg velen, vooral in kringen van de jacht, de stuipen op het lijf. Zou het geloei van de koeien de roep van het edelhert gaan overstemmen? Menigmaal werd het hoofd geschud: wat ging men dat fraaie natuurschoon wel niet aandoen.
Maar de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten zette door en ex-minister De Boer van het voormalige ministerie van CRM verleende de gevraagde subsidie. Na een maand op een klein stukje van de zuidoost-Veluwe ingeschaard te zijn geweest, zijn ze deze week losgelaten. Tien Schotse Hooglanders.

Schotse Hooglanders als 'maaimachines' in de Veluwezoom

door Hans Schmit



Eén van de tien Schotse Hooglanders die sinds het begin deze week op een terrein van 173 hectare in het nationale park De Veluwezoom zijn losgelaten.

Met tevredenheid stelt dr. Harm van de Veen vast dat ze goed in het vlees zitten en dat hun uitwerpselen weer de stevigheid vertonen die verwacht kan worden bij runderen, die onder natuurlijke omstandigheden leven.

De tien Schotse Hooglanders, die de aanleiding tot de tevredenheid vormen, laten de belangstelling onverstoord aan zich voorbijgaan. Hun goede conditie zal hun, in tegenstelling tot Jan Splinter, in staat stellen de komende winter zonder problemen door te komen. Menselijke hulp hebben ze niet nodig: ze hoeven niet gemolken te worden, ze kalven zelf, ook in de sneeuw, en een stal hoef je niet voor ze te bouwen. Ze zouden er alleen maar een longontsteking door oplopen.

Dat hun uitwerpselen weer hard en stevig zijn, duidt erop dat ze een gevarieerde kost met ruw vezelmateriaal hebben genuttigd. Een vreemd gezicht, die uitwerpselen, gewend als we zijn aan de bekende koeievla met een harde korst en een verraderlijk dunne inhoud. Die schijnbaar permanente diarree van onze voor de produktie van melk en vlees gehouden runderen is een gevolg van het feit dat zij permanent eiwitrijk voedsel van onze zwaar bemeste weilanden afgrazen.

Kunstmest

Zodra de runderen in wat meer gevarieerd terrein komen, zoeken zij zelf ruw vezelmateriaal op. Daardoor verbetert de bacterieflora in de pens en worden de uitwerpselen vaster. De Schotse Hooglanders hadden, voordat ze naar de Veluwe werden overgebracht, op een weiland gestaan waarop kunstmest was gestrooid. Op de Veluwe heeft hun dunne ontlasting binnen korte tijd weer vastere vormen aangenomen.

De tien Schotse Hooglanders waren toen nog ingeschaard op een stuk grond van vier hectare binnen het nationaal park De Veluwezoom; deze week hebben ze de vrijheid gekregen. Binnen een gebied van 173 hectare in de Imbosch, eigendom van Natuurmonumenten, mogen ze de komende vijf jaar hun grazende gang gaan. Drs. Sip van Wieren van het Instituut voor Milieuvraagstukken van de Vrije Universiteit, waar Harm van de Veen hoofd van de ecologische groep is, zal in die tijd in samenwerking met het Rijksinstituut voor Natuurbeheer nauwlettend gadeslaan hoe de runderen het maken en, daar is het in de proef vooral om te doen, hoe de vegetatie van dit stukje Veluwe zich zal ontwikkelen.

Want de proef is een eerste stap op de weg naar een natuurlijker beheer van onze natuurgebieden, waarbij grote grazers een belangrijke rol kunnen spelen. Sinds 1976 al wordt over dergelijke experimenten gesproken en de nu daadwerkelijk van start gegane proef heeft hevige stormen van protesten opgeroepen, vooral van de zijde van de jacht en daarmee verwante kringen. Het burrelen van het edelhert overstemd door het geloei van koeien? Een huiveringwekkend vooruitzicht.

Subsidie

Zelfs tot in de Tweede Kamer klonk deze zomer de verontrusting door via vragen van de VVD'ers Waalkens en Evenhuis. Maar ex-minister De Boer van het inmiddels opgeheven ministerie van CRM verdedigde de proef en weigerde de subsidie in te trekken. Hij acht de proef van belang voor het natuurbeschermingsbeleid en volledig passen in het „streven naar geheel of gedeeltelijk zichzelf regulerende levensgemeenschappen".

Tot de punten van kritiek behoren onder meer het feit dat met de Schotse Hooglander een dier wordt binnengehaald dat hier niet thuis hoort en de verwachte „schade" die aan het Veluws natuurschoon zou worden toegebracht.

Projektleider Harm van de Veen, door tegenstanders graag aangeduid als „de wolvenman": „Wat is hier thuis horen? 1870? 1430? De Romeinse tijd? En horen dure motorzagen en maaimachines hier dan wel thuis? Feit is dat hier vroeger grote grazende dieren rondliepen en dat alle planten daar tegenkonden, evenals het ecosysteem. Wat doet het er dan toe in welke verpakking die grazer rondloopt? Vroeger liep hier de oeros; er zijn wel pogingen gedaan dat dier terug te fokken en er is nu een dier dat daarop zou lijken. Het is echter niet zeker of deze dieren zich in het wild kunnen handhaven; van de Schotse Hooglanders weten we dat ze winterhard zijn".

Wat de vermeende schade betreft, de omvang en ernst daarvan wordt vooral bepaald door wat je nu onder natuur verstaat. Het gebied waarin de runderen zijn losgelaten en dat is voorzien van een onopvallende afrastering die voor het andere wild geen barrière vormt; dat gebied is een bos van grove den, waar in de jaren zeventig stormen veel bomen hebben geveld. Het is vergrast en de natuurlijke verjonging wordt door de dikke, viltige grasmat verstikt. Er komt nauwelijks een boompje bij en de taaie grasmat is een groot deel van het jaar ongeschikt voor edelherten.

Wat zullen die tien Schotse Hooglanders nu aanrichten in dat stukje van het nationale park De Veluwezoom? Harm van de Veen: „Je kunt op korte termijn veranderingen in de vegetatie verwachten. Het gras zal kort worden gehouden, er komen hoogteverschillen in de begroeiing. Waar de bodem wordt omgewoeld, onstaat de mogelijkheid tot opslag van berken en dennen. Waar de bochtige smele en het pijpestro verdwijnt, zal de hei een kans krijgen, evenals andere soorten gras. Je kunt ook veranderingen in de fauna verwachten. Kort gras trekt konijnen aan, die geen plaag zullen worden vanwege de aanwezigheid van vossen en haviken. De mestkevers, die de stront de grond inwerken, zouden dassen kunnen aantrekken. Het blijft echter afwachten; het enige dat we tot nu toe hebben kunnen constateren, is dat ze dennebomen kennelijk niet zo lekker vinden. Toen ze van de week werden losgelaten en net als koeien die na de winter van stal komen een tijdje hadden gerend, begonnen ze aan dennetjes te vreten. Maar daar stopten ze al snel weer mee".

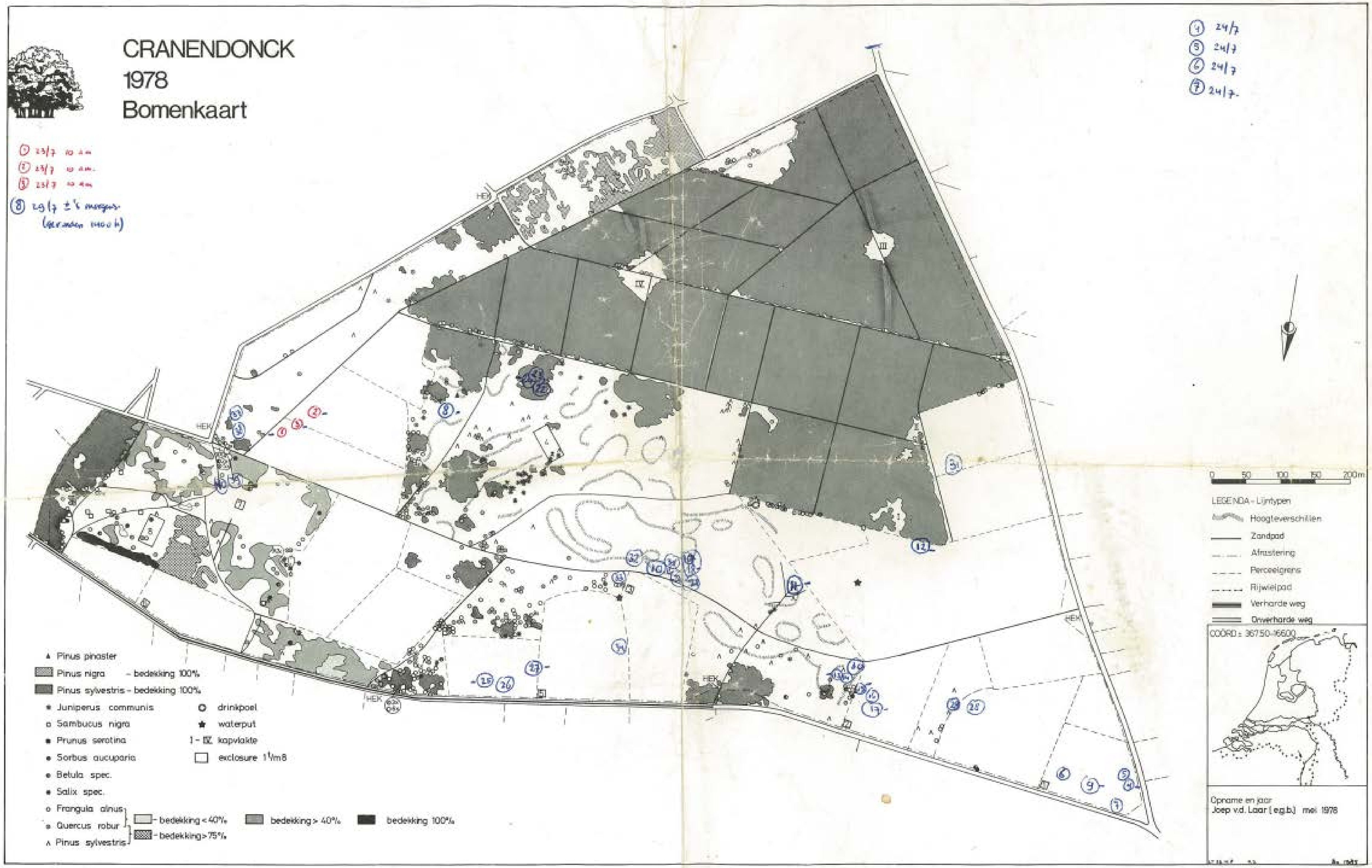
Offensief

De proef met de Schotse Hooglanders moet worden bezien in het licht van de pogingen een meer offensief natuurbeschermingsbeleid te gaan voeren. De meeste natuurgebieden in ons land zijn klein en versnipperd; het zijn goed aangeharkte bloempotten in een cultuursteppe. Het beheer is erop gericht veranderingen tegen te houden of de ideaal geachte situatie uit het verleden te herstellen – een moeilijke zaak in de vaak kleine reservaten, waarop vele, negatieve invloeden van buitenaf inwerken.

Harm van de Veen: „Het ideaalbeeld van de natuur is vaak afgeleid van het Nederlandse landschap aan het eind van de vorige eeuw en dat is vastgelegd op de plaatjes in de Verkade-albums. Die nostalgische visie is echter niet te verdedigen; ondanks de botanische rijkdom van toen, was er feitelijk sprake van een ecologische ruïne. Omstreeks 1870 werd het laatste min of meer natuurlijke bos, het Beekberger Woud, ontgonnen. Veel dieren hadden toen al het veld moeten ruimen, zoals, om er enkele te noemen, de oeros, het wilde paard, de wisent, de eland, het later door prins Hendrik weer ingevoerde wilde zwijn, de bever, de beer, de in 1845 verdreven wolf, de steenarend, de visarend, de zwarte ooievaar. In die tijd ook was het edelhert teruggedrongen tot één populatie en waren marters, otters en de nog resterende roofvogels, reigers en lepelaars al zeldzaam".

De traditionele natuurbescherming is in die visie een achterhoedegevecht voor het behoud van het bestaande. Een nuttig gevecht, dat zeker, maar het biedt weinig perspectief voor de toekomst. Harm van de Veen: „Waarom zou je niet proberen de natuur een kans te geven zich te ontwikkelen? Waar nu de proef wordt gehouden, staat een aangeplant dennenbos dat is opengewaaid. Je kunt het opruimen en nieuwe dennen aanplanten, maar je kunt zeker wanneer het om een nationaal park gaat ook de natuur een kans geven".

Deze gedachte leeft ook bij de overheid: in het Structuurschema natuur- en landschapsbescherming (1981) wordt de wenselijkheid van de ontwikkeling van natuur duidelijk onderschreven. Harm van de Veen: „De nadruk wordt daarbij vooral gelegd op natte, dynamische milieu's. De Oostvaardersplassen in Flevoland zijn een uitstekend voorbeeld van natuurontwikkeling. Maar je kunt ook de droge gebieden zich natuurlijker laten ontwikkelen. Je kunt de proef met de Schotse Hooglanders zien als een eerste stap op weg naar de natuurlijke ontwikkeling van een droog gebied; in dit geval een aangeplant en later opengewaaid dennenbos".


CRANENDONCK
1978
Bomenkaart
HEK
HEK
HEK
HEK
HEK
0 50 100 150 200m
LEGENDA - Lijntypen
Hoogteverschillen
Zandpad
Afrastering
Perceelgrens
Rijwielpad
Verharde weg
Onverharde weg
COÖRD = 36750-16600
Opname en jaar
Joep v.d. Laar (e.g.b.) mei 1978
Pinus pinaster
Pinus nigra - bedekking 100%
Pinus sylvestris - bedekking 100%
Juniperus communis
Sambucus nigra
Prunus serotina
Sorbus aucuparia
Betula spec.
Salix spec.
Frangula alnus
Quercus robur
Pinus sylvestris
drinkpoel
waterput
I - IX kapvlakte
exclosure 1¹/m8
- bedekking <40%
- bedekking>75%
bedekking > 40%
bedekking 100%